

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. von Waldeyer-Hartz**
in Berlin

Dreiundneunzigster Band

Mit 34 Tafeln und 62 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1920

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von H. Laupp jr in Tübingen.

GENERAL LIBRARY

Medical Lib

SEP 4 1919

UNIV. OF MICH.

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. von Waldeyer-Hartz**
in Berlin

Dreihundneunzigster Band

Erstes Heft

Mit 6 Tafeln und 4 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen
1919

Ausgegeben am 16. Mai 1919.

Inhalt.

Abteilung I.

Seite

Ueber die leukocyitären Elemente der Darmschleimhaut der Säugetiere.

Von Paul Weill. XII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“. Von Franz Weidenreich . . . 1

Hierzu Tafel I und II.

Ueber das regelmäßige Vorkommen von Myelocyten in der Milz des erwachsenen Menschen.

Von Paul Weill. XIII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“. Von Franz Weidenreich . . . 82

Hierzu Tafel III.

Ueber die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch.

Von Prof. Dr. W. J. Schmidt, Bonn 93

Hierzu Tafel IV.

Ueber Chromatophoren bei Insekten.

Von Prof. Dr. W. J. Schmidt, Bonn 118

Hierzu Tafel V.

Abteilung II.

Ueber die Samenkörner der Libellen. II. Die Spermien der Agrioniden.

Von E. Ballo witz, Münster i. W. 1

Hierzu Tafel I und 4 Textfiguren.

Die Herren Mitarbeiter des „Archiv für mikroskopische Anatomie“ erhalten 60 Sonderabdrucke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

Da die Verlagshandlung das „Archiv“ an den Buchhandel ohne den sonst üblichen Kriegsaufschlag liefert, sind die Abnehmer berechtigt, von ihrem Buchhändler die gleiche Vergünstigung zu beanspruchen.

Inhalt.

Abteilung I.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 16. Mai 1919.

	Seite
Ueber die leukocyitären Elemente der Darmschleimhaut der Säugetiere. Von Paul Weill. XII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“. Von Franz Weidenreich. Hierzu Tafel I und II	1
Ueber das regelmäßige Vorkommen von Myelocyten in der Milz des erwachsenen Menschen. Von Paul Weill. XIII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“. Von Franz Weidenreich. Hierzu Tafel III	82
Ueber die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. Von Prof. Dr. W. J. Schmidt, Bonn. Hierzu Tafel IV	93
Ueber Chromatophoren bei Insekten. Von Prof. Dr. W. J. Schmidt, Bonn. Hierzu Tafel V	118

Zweites und drittes Heft.

Ausgegeben am 20. November 1919.

Morphologische Studien am Darmepithel von <i>Ascaris lumbricoides</i> . Von Philipp Stöhr, Würzburg. Hierzu Tafel VI und 3 Textfiguren	137
Die Entwicklung des Ausführunggangsystems der Milchdrüse. Untersuchungen beim Rind. Von Markus Zschokke, Assistent am vet.-anat. Institut der Univ. Zürich. 5. Beitrag zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren. Hierzu Tafel VII und 1 Textfigur	184
Die Anlage und Entwicklung des Vornierenglomerulus bei anuren Amphibien (<i>Rana temporaria</i>) mit besonderer Rücksicht auf seine Gefäße. Von A. Hartmann, Assistentin am histologisch-embryologischen Institut München. Hierzu Tafel IX—XII und 13 Textfiguren	210

Ueber die Menge und die Arten der durch die normale Milz gebildeten farblosen Blutzellen. Von Dr. Miklós v. Melczer (Budapest), Assistent	307
Bakteroiden, Mitochondrien und Chromidien. Ein Beitrag zur Entwicklung des Bindegewebes. Von Prof. Dr. E. Trojan (Prag). Aus dem zoologischen Institut der Deutschen Universität in Prag. Hierzu Tafel XIII, XIV und 4 Textfiguren	333

Viertes Heft.

Ausgegeben am 28. Februar 1920.

Ueber eigenartige Erscheinungen am Peritoneal-Pigment bei Knochenfischen. Von E. Ballowitz in Münster i. W. Hierzu Tafel XV—XVII und 10 Textfiguren	375
Ueber die Farbzellenvereinigungen bei Serranus. Von E. Ballowitz in Münster i. W. Hierzu Tafel XVIII und 7 Textfiguren	404
Ueber das Verhalten der verschiedenartigen Chromatophoren beim Farbenwechsel des Laubfrosches. Von Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn. Hierzu Tafel XIX—XXII	414
Mehrfaserige („polyine“) subepitheliale Muskelzellen bei Hydromedusen (Carmarina). Von Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn (Zoolog. Institut). Hierzu Tafel XXIII	456

Abteilung II.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 16. Mai 1919.

Ueber die Samenkörner der Libellen. II. Die Spermien der Agrioiden. Von E. Ballowitz, Münster i. W. Hierzu Tafel I und 4 Textfiguren	1
--	---

Zweites und drittes Heft.

Ausgegeben am 20. November 1919.

Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei <i>Dinophilus apatris</i> Korsch. Von Hans Nachtsheim. Aus dem Zoologischen Institut München. Hierzu Tafel II—V und 5 Textfiguren	17
---	----

Viertes Heft.

Ausgegeben am 28. Februar 1920.

Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolmes (<i>Proteus anguineus</i>). I. Teil. Die Spermatogenese. Von H. Stieve in Leipzig. Hierzu Tafel VI—XII und 16 Textfiguren	141
---	-----

Ueber die leukocyitären Elemente der Darm- schleimhaut der Säugetiere.

Ein Beitrag zur Beurteilung der Granulationen in Leukocyten.

Von
Paul Weill.

XII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“.

Von
Franz Weidenreich.

Hierzu Tafel I u. II.

Einleitung.

Es ist eine längst bekannte und schon öfters in vielfacher Weise gedeutete Tatsache, daß die Schleimhaut des Verdauungstractus in seiner ganzen Ausdehnung von Elementen leukocyitären Charakters bevölkert ist. Diese finden sich in Form mehr oder weniger scharf abgegrenzter Ansammlungen lymphoider Zellen; nicht selten kommt es dabei, wie auch an anderen Stellen des Körpers zur Bildung von Solitärknötchen. Im Darm speziell sind es die Peyer'schen Plaques im Dünndarm, bei den Vögeln die Bursa Fabricii im Enddarm, bei niedern Wirbeltieren, besonders den Fischen, der als Leydig'sches Organ beschriebene, im Oesophagus gelegene Herd lymphoider Formen, welche solche Follikel darstellen. Aber außerdem konstatiert man noch im ganzen Darmtractus ein reichliches Vorkommen von mehr vereinzelt liegenden Lymphocyten. Diese ganzen Verhältnisse sind schon von den ältern Anatomen erkannt und dargestellt worden. Erst viel später kam man

dazu, mit Hilfe der verbesserten Fixier- und Farbenmethoden zu unterscheiden zwischen den ungranulierten und granulierten Elementen der Darmschleimhaut. Das Hauptgewicht bei allen solchen Untersuchungen wurde jedoch speziell auf die quantitativen Verhältnisse dieser Zellen im Darm in Beziehung zu den Ernährungs- resp. Resorptionsvorgängen gelegt. Vor allem seien hier die Studien von R. Heidenhain, Erdély, Sansonow genannt, die nach zahlreichen Fütterungsversuchen einen bestimmten Reichtum der Darmschleimhaut an granulierten und ungranulierten Elementen als korrespondierend mit einem bestimmten Resorptions- und Ernährungszustand feststellten.

Die Morphologie und vor allem die genetischen Beziehungen der Leukocyten im Darm sind erst verhältnismäßig wenig und zum Teil mit widersprechenden Resultaten untersucht worden. Ueber diese Fragen einige Aufklärung zu bringen, ist der Zweck der vorliegenden Untersuchungen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Als Untersuchungsobjekte benutzten wir den Darm ausgewachsener, gut genährter Tiere, die wir meistens 2—4 Stunden nach einer reichlichen Fütterung töteten. Es stand uns der Darm von Hund, Katze, Ratte, Maus, Meerschweinchen, Kaninchen und Schwein zur Verfügung. Auch menschliches Material hatten wir Gelegenheit zu untersuchen. Dasselbe entstammte einem 37 jährigen, vollständig gesunden, gut genährten Hingerichteten und wurde in der Hellyschen Modifikation der Zenker'schen Fixierungsflüssigkeit $\frac{1}{4}$ Stunde nach dem Tode eingelegt und 4 Stunden darin gelassen. Das tierische Material fixierten wir ebenfalls in „Zenkerformol“ bei 37° während 2 Stunden und betteten die gesamten Objekte in Paraffin ein. Die Schnittdicke betrug 2—6 μ .

Als Färbungsmethoden kamen in Anwendung:

1. Hämalaun-Eosin, das sich zur Darstellung der eosinophilen Zellen gut eignet.

2. Ehrlich'sche Triacidfärbung. Wir färbten in der unverdünnten Farblösung 15 Minuten und entwässerten die Schnitte in Aceton.

3. Giemsa-Färbung für Romanowsky-Färbung nach der Schridde'schen Methode (2 Tropfen Farbe auf 1 ccm dest. Wasser). Wir färbten damit 20 Minuten, wuschen in Wasser kurz ab und entwässerten in Aceton. Die Methode diente speziell zur Sichtbarmachung der verschiedenen Granulationen.

4. Universalfärbung nach Pappenheim, eine Kombination der Giemsa- mit der May-Grünwald-Färbung. Sie macht ebenso wie die vorige die Leukocytengranula sowie die Plasmazellen und Mastzellen gut sichtbar.

5. Methylgrün-Pyroninfärbung nach Pappenheim. Wir gossen 35 Teile einer 1% Pyronin- und 15 Teile einer 1% Methylgrünlösung frisch zusammen und färbten damit 3 Minuten lang. Die Schnitte wurden dann schnell in Wasser abgewaschen und in Aceton entwässert. Speziell die großen und kleinen Lymphocyten, Plasma- und Mastzellen kamen damit gut zur Darstellung.

Literatur.

Lymphocyten.

Schon früh erwähnt Weber runde Zellen im Epithel und den mit Gefäßen versehenen Teilen der Zotten; Arnstein (1867 a b) beschreibt solche speziell beim Kaninchen, Meerschweinchen, Hund und der Katze.

Ebenso registrieren Verson und auch Watney das Vorkommen von „Lymphkörperchen“ bei denselben Tieren in der Mucosa des Darmes, letzterer außerdem noch beim Affen, Schaf, Ratte. Die gleichen Elemente findet dann auch Stöhr (1880, 83, 89) im menschlichen Magen; er beobachtet sie noch im Darm verschiedener Säugetiere, und zwar liegen diese Zellen nach ihm nicht nur zwischen den Epithelzellen, sondern sie vermögen auch durch das Epithel in das Lumen zu wandern.

Beim Hund beschreibt Moschner dieselben Typen als „gefärbte, länglich oval gestreckte Körperchen“, die besonders zwischen den Drüsenzellen ihren Sitz haben.

Alle diese Feststellungen beziehen sich im wesentlichen auf das morphologische Verhalten jener Zellelemente; im Gegensatz dazu zeigen nun die Untersuchungen der folgenden Zeit das Bestreben, das Auftreten derselben in der Darmmucosa in Zusammenhang zu bringen mit den Resorptions- und Assimilationsvorgängen, die sich hier abspielen. So versuchte vor allem Hofmeister (1885/86/87) die Bildung von Lymphocyten als „den morphologischen Ausdruck der zugrunde liegenden Assimilationsvorgänge“ zu betrachten. Nach seiner Ansicht sind nämlich die Lymphzellen Träger des Transportes und der Aufspeicherung des Eiweißes und seiner Spaltprodukte. Damit bringt er auch die Tatsache in Verbindung, daß „die Darmteile, welche die Resorption besorgen (Pylorus, Coecum), reichlich mit Lymphgewebe durchsetzt sind, während die anderen (Mund, Rachen, Dickdarm) weniger oder gar keine (Oesophagus) enthalten.

Daß die Lymphzellen aktiv bei der Absorption und dem Transport der Nahrungsmittel beteiligt sind, bestätigt Schäfer (1884/85 a, b), aber speziell in der Aufnahme des Fettes im Darmkanal erblickt derselbe ihre wesentliche Aufgabe; ganz dieselbe Meinung vertritt Zawarykin (1883, 1885, 1887), während Wiemer die Aufnahme von Fetteilchen in den Lymphzellen für ein ganz zufälliges Moment ansieht.

Eine ausführliche Behandlung erfahren die lymphoiden Elemente durch R. Heidenhain. Er beschreibt ihr Vorkommen im Zottenstroma, zwischen den Epithelzellen sowie im Lumen des Darmes. Auf seine Untersuchungen über das Verhältnis zwischen der Zahl der Lymphocyten und

dem Ernährungszustand des Darmes werden wir bei der Besprechung der „rotkörnigen Zellen“ eingehen.

Die Durchwanderung von Leukocyten durch das Epithel beim Menschen und den Haustieren erwähnen Bonnet (1892) und Rüdinger. Auch Klippel et Pierre-Weil beschreiben im menschlichen Darm „cellules rondes“ caractérisées par leur noyau irrégulièrement granuleux et leur fin litéré protoplasmique“; die gleiche Beschreibung dieser Zellen liefert auch Muthmann für Menschen, Hund, Maus und Katze. Von Autoren, welche die gleiche Zellart noch bei anderen Säugetieren beschreiben, wären zu nennen: Lafforgue, Preusse, Schlesinger.

Im embryonalen Darm findet Toldt bei der Katze zwischen den Epithelzellen runde Kerne, die streckenweise ziemlich reichlich, an anderen Stellen vereinzelt vorkommen; den gleichen Befund liefert Patzelt für Schweine-Embryonen verschiedener Länge.

Jedoch auch bei niederen Wirbeltieren sind die Lymphocyten in der Darmschleimhaut beschrieben. So berichtet Edinger (1876/77) über ihr Vorkommen bei Fischen; Petersen (1908) findet lymphoide Infiltration in der Pylorusschleimhaut von Selachiern; bei Emys europaea beschreibt Machate solche im ganzen Darmtractus; nach Oppel (1889) kommen sie auch im Darm von Proteus anguineus vor. Auch im Vogeldarm findet Cloetta „kleine Zellen mit chromatinreichem polymorphem Kern und etwas größere Zellen mit bläschenförmigem Kern“. Die quantitativen Veränderungen, welche die Lymphocyten während der verschiedenen Ernährungsstadien erleiden, prüfte Béguin bei Kröten und Eidechsen und kommt zu dem Resultat, daß die Darmschleimhaut des Hungertieres im Gegensatz zu derjenigen des während der Verdauung getöteten in allen ihren Schichten sehr reich an lymphoiden Elementen sei. Diese Untersuchungen stehen in ihrem Ergebnis in direktem Widerspruch mit denjenigen Heidenhains, wie auch mit denjenigen Erdély's an der Ratte, daß der Darm des Hungertieres sich als viel zellärmer erweist als derjenige des mit Eiweiß, Fett oder Kartoffeln gefütterten Tieres.

Sämtliche Autoren, über deren Untersuchungen wir im vorhergehenden berichtet haben, sehen in den Lymphocyten der Darmschleimhaut Elemente, die alle dem Mesenchym entstammen; nur Davidoff (1886/87) tritt für eine genetische Beziehung zwischen Epithelzellen und lymphoiden Elementen ein. Nach seiner Meinung entstehen aus Abschnürungen des Kerns der Epithelzellen sog. „Nebenkerne“, die sich dann mit Protoplasma umgeben und sich als typische Lymphocyten präsentieren.

Eosinophile Zellen.

Ellenberger hat als erster im Darm von Pferd, Rind, Schaf, Ziege, Schwein, Hund, Affen, Kaninchen Zellen mit stark gekörntem Protoplasma nachgewiesen. Er identifiziert dieselben jedoch nicht mit den weißen Blutkörperchen, „da sie größer sind als sie, stärker glänzen, größere und umfangreichere Granula und nur einen, und zwar bläschenartigen großen Kern zeigen“. Ueber ihre Herkunft macht er weiter keine Angaben. Seither

sind diese Zellen sehr oft beobachtet worden in der Darmschleimhaut der verschiedenen Wirbeltierklassen. So berichtet Bergouzini über ihr Vorkommen beim Frosch und Kaninchen im submukösen Bindegewebe; Czermack fand sie besonders zahlreich in der Umgebung der Follikel; innerhalb derselben sind sie sehr spärlich und nur als „Gäste“ zu betrachten. Zellen mit nierenförmigen oder in 2 Teilen geteilten Kernen und eosinophilen Granulationen beschreibt Greschik im Enddarm des Hausperlings; denselben Be- und liefert Oppel (1889) für *Proteus megaris*. Im Magen einiger Vogelarten kommen nach Schreiner polynukleäre und auch mononukleäre größere und kleinere eosinophile Leukocyten vor, welche oft im untersten Teil des Oesophagus diffuse Ansammlungen bilden. Im ganzen Darmtractus von Vögeln und Säugetieren findet Muthmann eosinophile Leukocyten, nur fehlen sie im Innern der Lymphknöten. Die eosinophilen Leukocyten, welche de Waele im Darne von Vertebraten findet, erklärt er — wenigstens für die Mehrzahl derselben — als im Sinne Ehrlichs aus dem Blute eingeschwemmte Elemente. Beim Schwein hat Stintzing (1999) sog. „kongophile Zellen“ in der Magenschleimhaut gefunden, welche meist einkernig, selten zweikernig auftreten. Bei Maus, Meerschweinchen, Kaninchen, Hund, Mensch und Frosch konnte Verfasser diese Zellen nicht nachweisen. Er identifiziert sie als eosinophile Leukocyten. Bei der Untersuchung des Schweinedarmes beschreibt dann Du Bois ein-, zwei-, niemals polymorphkernige Zellen mit acidophilen Granulationen, die im Oesophagus und Fundus fehlen, im Dünndarm reichlich, spärlicher im Colon vorhanden sind. Nach seiner Meinung „these cells probably represent a transitional form and are identical neither with leucocytes nor with connective tissue cells“.

Zellen mit gekörntem Plasma und kleinen Kernen oder auch zweikernige Formen beschreibt Preusse im Dünndarm des Pferdes. Beim Hund hat vor allem R. Heidenhain die gekörnten Wanderzellen beobachtet und sie als „rotkörnige Zellen“ bezeichnet. Er definiert sie als Zellen „mit farblesem Protoplasma, in welches intensiv rot gefärbte Körnchen dichter oder zerstreuter eingelagert sind“. Ihre Zahl im Darne schwankt wie diejenige auch der lymphoiden Elemente je nach dem Ernährungszustand des betreffenden Tieres: beim Hungertier sind sie sehr gering an Zahl und nehmen beim reichlich mit Fleisch, vor allem mit Stärke und Fett oder Zucker gefütterten Tiere sehr stark zu. Was die Natur der Granulationen dieser Zellen anbelangt, so identifiziert sie Heidenhain nicht ohne weiteres mit denjenigen der eosinophilen Leukocyten, weil sie nicht wie diese sich leicht mit Eosin färben lassen, sondern erst bei Behandlung mit Ehrlich-Biondi-Gemisch einen roten Farbton annehmen. Ueber die Art ihrer Genese spricht er sich dahin aus, daß es wahrscheinlicher sei, daß diese Elemente lokal sich aus Lymphocyten heranzubilden, eher als daß sie aus dem Blute einwanderten. Ebenso findet Erdély für den Darm der Ratte dieselben Beziehungen zwischen der Zahl der rotkörnigen Zellen und dem Ernährungszustand. Nach seiner Ansicht entstammen dieselben den Lymphocyten, denn es sind beide Arten untereinander gemischt, ihre Kerne sind sich ähnlich und sie zeigen beide Wanderungsfähigkeit. Sa-

sonow hat beim selben Tiere die Abhängigkeit der Zahl der eosinophilen Elemente von der Ernährung festgestellt; aus seinen Untersuchungen geht hervor, daß sich beim Hungertier keine Eosinophilen finden, daß sie bei Fütterung mit trockenem Eiweiß sich vermehren, bei Fütterung mit Fett und Stärke sich vermindern. Aus diesem Verhalten schließt er auf eine wichtige Aufgabe dieser Zellen bei der Eiweißverdauung. Nach seiner Ansicht stellt eine große Anzahl derselben aus den Gefäßen emigrierte Leukocyten dar; er gibt aber die Möglichkeit zu, daß ein Teil von ihnen sich in loco vermehren und aus Myelocyten entstehen kann. Vielleicht entstammen sie auch Lymphocyten, aus denen sie durch Vermehrung der „Körner“ sich gebildet haben. Die gleichen Elemente beschreibt Z i p k i n in den Dünndarmzotten von Inuus Rhesus; sie zeigen einen größeren oder zwei kleinere rundliche Kerne; denselben Befund liefert T e i c h m ü l l e r für Meerschweinchenföten.

Bei Amphibien und Säugetieren beobachten Hardy und Westbrook (1895) eosinophile Zellen mit runden und eingebuchteten Kernen, deren Zusammenhang mit den Blutelementen sie jedoch in Abrede stellen. Auch diejenigen mono- und polynukleären eosinophilen Zellen, welche nach Kultschitzky im Darm des Hundes vorkommen, sind nach seiner Ansicht nicht mit den Leukocyten des Blutes und auch nicht mit den Knochenmarkszellen zu identifizieren, „da es leicht möglich wäre, daß diese Arten der acidophilen Zellen sich mehr oder weniger voneinander unterscheiden, sowohl dem Ursprunge nach als auch nach ihrer physiologischen Rolle“.

Im menschlichen Duodenum und Ileum hat zuerst Schaffer (1891) zahlreiche eosinophile Zellen beobachtet, welche zwei getrennte oder einen hantelförmigen Kern besitzen. Im Rectum des Menschen beschreibt sodann Struiken Zellen mit dunkelblauem Kern und dunkelroten Körnchen in rosa Plasma liegend. Auch Stutz findet solche im Magen und Darm des Menschen und gibt die Möglichkeit zu, daß diese eosinophilen Leukocyten in der Darmschleimhaut gebildet werden könnten, aber ohne imstande zu sein, seine Ansicht zu beweisen. Nach den Untersuchungen von Simon (1903) finden sich diese Zellen außer beim erwachsenen Menschen noch im Darm von menschlichen Föten von 4 und 4½ Monaten, dann noch bei Kaninchen, Hund, Katze, Meerschweinchen, Stier, Schaf, Schwein, Huhn, Frosch, Schildkröte, Raja. Speziell für den Hund leugnet er (1904) das Vorkommen mononukleärer großkerniger Elemente und demgemäß auch die lokale Entstehung dieser Zellen, gibt dann aber in einer späteren Arbeit (1905) zu, daß doch, besonders während der Verdauung, eine gewisse Anzahl solcher eosinophilen Myelocyten sich finde, deren Kerne mit denjenigen der Lymphocyten identisch sei. Eine wechselnde Anzahl solcher Elemente konstatiert Schmidt beim Erwachsenen; er findet sie auch beim Neugeborenen, jedoch nur in geringer Zahl. Mononukleäre, sogar in mitotischer Teilung, beobachten Klippel et Pierre-Weil beim Menschen; im Darm desselben wie auch in demjenigen des Meerschweinchens bildet Kull polynukleäre eosinophile Leukocyten ab. Hingegen bezeichnet Fischer eine erhebliche Ansammlung von eosinophilen Zellen

in der Submucosa schon als pathologisch, auch ergeben sich nach ihm keine Anhaltspunkte für die lokale Entstehung dieser Elemente in den Geweben. Gerade für eine solche tritt Zietzschmann infolge seiner Beobachtungen an den acidophilen Körnerzellen des Pferdedarmes ein. Nach seiner Ansicht entstehen dieselben dadurch, „daß ungekörnte farblose Zellen Häoglobinteile in sich aufnehmen und zu den α -Granula umwandeln“. Er beschreibt ihr Vorkommen in allen Darmabschnitten des Pferdes und außerdem bei Rind, Schaf, Ziege, Katze, Schwein, Esel, Hund. Eine „massenhafte Anhäufung der Granula in den Lymphzellen des Zottenstroma“ konstatiert Zillinger-Paul bei der Ratte in den Phasen starker Resorptionstätigkeit und bildet auch die entsprechenden zelltypischen eosinophilen Myelocyten ab. Dieselben Elemente beobachtet A. Saltykow (1901) in der Magenschleimhaut; er hält sie aber nicht für eosinophile Zellen, die sich direkt aus Lymphocyten gebildet haben, sondern für „phagocytäre Einschlüsse der neutrophilen Leukocyten von Produkten der regressiven Metamorphose der roten Blutkörper“.

Ganz im Sinne einer lokalen Entstehung deutet Drzewina (1910 a) ihre Befunde bei Teleostiern. Die Kerne der eosinophilen Zellen im Darm dieser Tiere sind rund, exzentrisch gelagert, sie identifiziert sie direkt mit den im Blute kreisenden eosinophilen Leukocyten. Auch sie stellt eine Abhängigkeit in der Zahl dieser Elemente vom Ernährungszustand des Tieres fest, wie sie Heidenhain, Erdély, Sansonow u. a. für die Säugetiere behauptet hatten.

Leydig'sches Organ.

Bei niederen Wirbeltieren findet sich im unteren Teil des Oesophagus eine merkwürdige Ansammlung von lymphocytären Elementen, die zuerst von Leydig (1851) bei Chimaera monstrosa und (1852) bei Rochen und Haien beschrieben worden ist. Später bezeichnet er diese Anhäufung als den Lymphdrüsen analog (1857). Im Oesophagus der Haie erhebt Edinger denselben Befund; nach ihm sind die einzelnen Elemente jenes Organs „Rundzellen“. Bei Cobitis fossilis Lin. besitzt nach Lorent das muköse Gewebe des Oesophagus adenoiden Charakter, ohne daß eine Bildung von Lymphfollikeln stattfindet; auch für Anguis fragilis liefert Prenant dieselbe Beschreibung. In der Cardia und dem oberen Teil des Magens kommen nach Pilliet Anhäufungen adenoiden Gewebes vor, deren einzelne Zellen große und rundkernige, mit fein granuliertem Protoplasma versehene Elemente darstellen.

Auch bei den Vögeln sind ähnliche Bildungen beobachtet. So berichtet Klein über die Anhäufung von Lymphkörperchen im Oesophagus der Vögel wie in demjenigen des menschlichen Neugeborenen und des Frosches. Nach Renaut zeigt das Gewebe um die Oesophagealdrüsen der Vögel herum adenoiden Charakter. Von einer „Tonsilla oesophagea“ spricht Glinksky als einer Ansammlung von diffusum adenoidem Gewebe in der Cardia und dem unteren Teil des Oesophagus der Wasservögel. Bei anderen Vogelarten erhebt Schreiner denselben Befund; ebenso Rubeli

bei Huhn und Taube. „Diffus begrenzte Haufen von Lymphocyten“ zeigen nach demselben Autor der Oesophagus von Katze, Rind, Schwein, Pferd. Bei letzterem sah Zietzschmann in der Cardia acidophile Leukocyten. Im Bereich der kardialen Oesophagusdrüsen der Säugetiere kommt es nach Koelliker (1902) zu einer reichlichen Anhäufung adenoiden Gewebes. Beim Affen (*Macacus rhesus*) zeigt nach Schaffer (1897) die Cardia denselben Befund.

Drzewina untersuchte dieses Organ bei Selachiern (1904) und Teleostiern (1905), sowie bei *Torpedo marmorata* (1909/10 b) und stellte darin neben großen und kleinen Lymphocyten, kompaktkernigen und gelapptkernigen eosinophilen Leukocyten noch solche Elemente fest, die in ihrem Protoplasma mehr oder weniger acidophile Granulationen enthalten. Denselben Befund beschreibt Petersen (1907) bei *Acanthias*. Bei diesem Tier zeigen die acidophilen Zellen auch Mitosen. Nach der Ansicht von Petersen sind die ersten Zellen dieses Organs mit dem Blute hierher transportiert worden, vermehren sich hier und treten als Lymphocyten oder granuliert Leukocyten in den allgemeinen Kreislauf.

Plasmazellen.

Eine andere Zellkategorie, die man in der Darmschleimhaut oft sehr reichlich findet, sind die Plasmazellen. Nach Councilman bilden sie den Hauptbestandteil der lymphoiden Infiltration des Darmes mit Ausnahme der Follikel, in denen sie verhältnismäßig selten angetroffen werden. Ein solches reichliches Vorkommen betont Dominici speziell im Darm des Kaninchens. Als rundliche dunkle Zellen mit dunklen runden Kernen beschreibt Zipkin bei *Inuus Rhesus* einen Zelltypus, den man mit den Plasmazellen identifizieren kann; beim Menschen endlich findet Schlesinger „öfters die Zellen des lymphoiden Gewebes durch Aufnahme von Plasma in Plasmazellen verwandelt“. Daß die Zahl der Plasmazellen sich mit dem Verdauungszustand ändert, geht aus den Untersuchungen von Pirone und denjenigen von Joannowics hervor. Ersterer findet eine reichliche Vermehrung derselben während der Verdauung; im Jejunum eines 7 Stunden nach der letzten Mahlzeit getöteten Hundes konstatiert letzterer „ganz enorme Mengen von Plasmazellen“.

Nicht so häufig wie Plasmazellen kommen im Darm Mastzellen vor, welche von Schaffer beim Menschen als „plasmareiche Zellen mit reichlichen Granulationen, die sich mit Kernfärbemitteln intensiv färben“, geschildert werden. Dieselben Elemente sind nach Stintzing (1889) im menschlichen Magen im Fundus sowohl als im Pylorusteil, wie auch in denjenigen (1899) vom Schwein, Hund, Meerschweinchen, Maus, Frosch nachzuweisen, während sie beim Kaninchen fehlen. Im nüchtern und verdauenden Magen von Hund, Pferd und Katze sind sie nach Bonnet (1892) konstant zu finden. Die Menge der im Darm der Karnivoren und Herbivoren vorkommenden Mastzellen zeigt nach Hardy und Westbrook (1895) einen Unterschied insofern, als sie bei ersteren zahlreicher sichtbar sind als bei letzteren. Im Darm des Schweines be-

schreibt du Bois diese Elemente als runde, ovale oder spindelförmige Zellen mit sphärischen, dunklen Kernen. Im Darm der Ratte hat Sansonow nach seiner Ansicht spezifische Mastzellen gefunden, die sich von denjenigen des Organismus unterscheiden. Sie entstammen den Lymphocyten und vermehren sich durch Mitose; beim Hungertier ist ihre Zahl vermehrt gegenüber derjenigen beim gefütterten Tiere. In der Darmschleimhaut des Hundes sind sie nach Kultschitzky im tätigen Zustande des Darmkanals besonders zahlreich „und sind in den Darmzotten in den peripheren Teilen hart unter dem Epithel angeordnet“. Im Darm der Katze beschreibt neuerdings Downey (1913) das Entstehen von typischen histiogenen Mastzellen. Beim Pferd unterscheiden sich nach Séguin die Mastzellen der Schleimhaut im Darm durch ihre stärkere Affinität zum Eosin von denjenigen der Submucosa. Auch die Zahl und Größe der Granula zeigt für beide Schichten erhebliche Unterschiede. Während nämlich die Mastzellen der Mucosa wenige und sehr feine Körnchen zeigen, sind diejenigen der Submucosa oft so gedrängt, daß sie den Kern verdecken. Diese Verschiedenheit erklärt sich nach Ansicht des Verfassers dadurch, „que l'existence de telles cellules est peut-être liée étroitement aux fonctions assimilatrices“.

Bei verschiedenen Säugetieren untersuchte Maximow (1906) die Mastzellen. Im Ileum des Kaninchens gehören sie zum größten Teil den Mastleukocyten an; ob diejenigen Mastzellen, die sich beim Hund und der Katze sehr zahlreich finden, histiogene Elemente sind, ist nicht entschieden. Ein merkwürdiges Verhalten zeigen diese Zellen im Darm der Ratte. Den gewöhnlichen Mastzellen im lockeren Bindegewebe sehen sie gar nicht ähnlich: „sie sind kleiner, ihre Körnung ist viel weniger gleichmäßig, viel schlechter konserviert, ihr Kern ist an seiner Oberfläche von den Körnern dicht besetzt und färbt sich, wie es scheint, auch selbst metachromatisch.“ Diesem Befunde nach schließt Maximow, daß diese Elemente wahrscheinlich weder histiogene, sicher aber keine hämatogenen Zellen sind, sondern daß es sich hier um eine besondere Mastzellenart von unbekannter Herkunft und Natur handle.

Eine andere Zellkategorie, die in der normal-anatomischen Literatur erst verhältnismäßig wenig Berücksichtigung fand, stellen die sog. Russellschen Fuchsinkörperchen dar. Niehus scheint sie zuerst in der normalen Glans penis gesehen zu haben. Er beschreibt sie als mehr oder weniger große, homogene, scharf konturierte Kugeln, die sich im normalen Gewebe relativ selten finden, bei pathologischen Prozessen aber eine ziemlich starke Vermehrung erfahren. Als hyalin degenerierte Zellen beschreibt dann Dean in der laktierenden und auch nicht funktionierenden Mamma solche Gebilde. Im Darmtractus hat, wie es scheint, Schaffer (1891) zuerst solche Körperchen beschrieben, und zwar kommen nach ihm im menschlichen Rectum Zellen vor mit eosinophilen Granulationen, „in denen die Körnchen bis zur Größe von Tropfen heranreichen, die einen Durchmesser von mehreren μ haben“. Ebenso findet Lubarsch (1895) im menschlichen Darmtractus regelmäßig, seltener bei Tieren und überhaupt nicht bei Kaninchen und Meerschweinchen, typische Russel-

Körper. Nach Schwarz zeigt das große Netz des Kaninchens und nach Downey (1911) die Milz der Maus den gleichen Befund. Ebenso gibt Seifert an, diese Gebilde in der normalen Nasenschleimhaut gesehen zu haben.“

Befundbeschreibung ¹⁾.

Mensch.

Wie wir schon hervorgehoben haben, rührte der von uns untersuchte menschliche Darm von einem vollständig gesunden, in gutem Ernährungszustand befindlichen, 37 jährigen Manne her, der hingerichtet worden war. Herr Prof. Weidenreich, welcher die Sektion zirka $\frac{1}{4}$ Stunde p. m. vornahm, konstatierte, daß sowohl der Dünndarm wie der Dickdarm sich in gefülltem Zustande befanden.

a) Eosinophile Zellen.

Es finden sich in jedem Schnitt durch irgendeinen der untersuchten menschlichen Darmabschnitte Zellen mit eosinophilen Granulationen, bald mehr, bald weniger an der Zahl; oft trifft man dieselben mehr in den oberen Teilen der Mucosa, oft aber scheinen sie die tieferen bindegewebigen Schichten zu bevorzugen. Ihre Verteilung in bezug auf die einzelnen Abschnitte des Darmes ist ziemlich ungleich: im allgemeinen kann man sagen, daß sie an Zahl zunehmen, je mehr man sich den unteren Darmabschnitten nähert. Sie sind in relativ häufiger Zahl schon im Fundus- und Pylorusteil des Magens anzutreffen, im Dünndarm nehmen sie schon erheblich zu, bis sie in dem von uns untersuchten untersten Darmteile, dem Colon, ihre höchste Zahl erreichten. Meist liegen sie vereinzelt, öfters auch in kleinen Gruppen zu zweien oder dreien, zu größeren Herdbildungen kommt es wohl nie. Was nun die einzelnen Schichten des Darmtractus anbetrifft, so zeigt es sich, daß im Magen — im Fundus wie Pylorus — die meisten eosinophilen Zellen in der Pars interglandularis der Tunica propria anzutreffen sind; schon spärlicher sind sie im subglandularen Teile des Bindegewebes gegen die Muscularis mucosae hin. Auch dringen sie selten zwischen die Drüsenzellen ein, um so häufiger sieht man sie aber zwischen den Epithel-

¹⁾ Um eine präzisere Lokalisation unserer Befunde zu ermöglichen, haben wir die Tunica propria der Darmschleimhaut nochmals eingeteilt in eine: Pars intravillosa, Pars interglandularis, Pars subglandularis.

zellen und selbst im Lumen des Magens. Viel gleichmäßiger ist die Schleimhaut des Dün- und Dickdarms von eosinophilen Zellen durchsetzt. Hier findet man sie sowohl in ihrem bindegewebigen wie in ihrem epithelialen Teil sehr zahlreich. Die Pars intravillosa wie die Pars subglandularis, das Lumen der Drüsen wie die Zwischenräume zwischen den Drüsen- oder Epithelzellen, alle diese Teile des Dünndarms zeigen eine starke Durchsetzung mit eosinophilen Zellen, die im subglandulären und im interglandulären Teile des Dickdarmes noch etwas stärker erscheint.

Die eosinophilen Zellen sind große Elemente, viel größer als die umgebenden anderen Formen: oft sind sie rund oder oval (Fig. 1 emy₁), können aber auch breitere oder schmalere Fortsatzbildungen zeigen (Fig. 1 emy₂). Das Protoplasma dieser Elemente färbt sich oft sehr schwach basophil, meistens aber überhaupt nicht; es ist dicht und gleichmäßig erfüllt von groben, glänzenden Kugeln, welche sich mit Eosin tiefrot färben. Die einzelnen Körner sind alle gleich groß. Es gelingt bei guter Färbung, zu sehen, daß jedes Granulum eine etwas dunkler gefärbte Randzone zeigt.

Der Kern dieser Zellen liegt oft zentral, oft auch exzentrisch. Er ist entweder relativ groß, rund (Fig 1 emy₃) oder noch öfter oval (Fig. 1 emy_{1, 2}), der Gesamtkern der ersteren färbt sich meist nicht wesentlich, das Chromatin erscheint darin in Gestalt feinerer und gröberer Bröckel und Fäden. Dagegen sind die weniger voluminösen Kerne viel dunkler gefärbt, ihr Chromatin ist in Form von großen Schollen verteilt, welche gelegentlich „Radkernstruktur“ zeigen können. Eine scharfe Trennung zwischen diesen beiden Kerntypen besteht nicht, vielmehr finden sich zwischen ihnen alle Uebergänge.

Neben solchen Zellen mit runden resp. ovalen Kernen kommen aber noch andere Formen vor mit Kernen, die eine mehr oder weniger tiefe Einbuchtung, also Nieren- oder Hantelform zeigen. Diese leiten wieder über zu Zellformen mit Zwertsackkernen oder schon zwei ganz getrennten Kernfragmenten (Fig. 1 el₁).

Ueber die Natur dieser eosinophilen Zellen ergibt sich folgendes: Vergleichen wir jene Formen mit fragmentierten oder Zwertsackkernen mit den eosinophilen Zellen des strömenden Blutes, so ergibt sich eine vollständige Analogie zwischen diesen Elementen. Andererseits lehrt uns ein Vergleich mit den Myelocyten der leukocyären Organe, z. B. des Knochenmarks, daß wir in unseren kom-

paktkernigen Formen eben solche „Myelocyten“ vor uns haben. Außerdem haben wir aber auch alle Uebergänge von diesen zu den gelapptkernigen Leukocyten, ein Beweis, daß die eosinophilen Elemente in der menschlichen Darmschleimhaut den typischen Myelocyten des Knochenmarks bzw. den polynukleären Elementen des Blutes sowie allen Uebergangsformen zwischen diesen beiden Typen vollständig entsprechen.

Auf die Bedeutung der kleineren, dunkelkernigen Zellen werden wir in einem anderen Zusammenhang noch einzugehen haben.

b) Neutrophile Leukocyten.

Die neutrophilen Leukocyten stellen einen verhältnismäßig seltenen Befund in der Darmschleimhaut dar. Sie sind immer typische polymorphkernige Elemente, wie man sie im Blute findet, Formen mit kompakten Kernen haben wir nicht konstatieren können.

c) Plasmazellen.

Die Infiltration der menschlichen Darmschleimhaut mit Plasmazellen und die Morphologie der einzelnen Elemente ist schon so oft beschrieben worden, daß es sich erübrigt, an dieser Stelle eine ausführliche Darstellung davon zu geben, zumal wir wesentlich Neues zu dem bereits Bekannten nicht hinzuzufügen haben. Die Plasmazellen finden sich überall in der Tunica propria, wo diese reichlicher ausgebildet ist, wie im Stroma der Dünndarmzotten, ist naturgemäß die Zahl derselben eine viel größere wie im Magen, in dem eben der epitheliale Anteil mehr hervortritt. Oft treten sie vereinzelt inmitten von Lymphocytenhaufen auf, meistens aber bilden die Plasmazellen ziemlich große Herde.

Was die Morphologie der einzelnen Typen anbetrifft, so sind sie ausgezeichnet durch ziemlich reichliches, stark basophiles Protoplasma, welches einen runden, häufiger jedoch ovalen Zelleib bildet. Das Plasma erweist sich als nicht ganz homogen, sondern zeigt jene „krümelige“ Beschaffenheit, welche eines der charakteristischen Merkmale der typischen Plasmazellen darstellt. Der Kern dieser Elemente ist meist exzentrisch gelegen und zeigt gewöhnlich Radstruktur. Auch das dritte Charakteristikum der Plasmazellen, im

engeren Sinne, die juxtonukleäre Vakuole, fehlt nie bei voll ausgebildeten Zellen.

Wenn auch diese Zellformen die Mehrzahl der im Darne vorkommenden „Plasmazellen“ bilden, so muß man doch noch zahlreiche andere Elemente zu derselben Kategorie rechnen, die wir, obgleich sie nicht alle charakteristischen Merkmale aufweisen, welche wir von den Plasmazellen des soeben beschriebenen Marschalkó'schen Typus fordern, doch nach Weidenreich zu ihnen zählen müssen, weil sie die gleiche Plasmabeschaffenheit haben. Alle jene Elemente nämlich, die in ziemlich großer Zahl die Darmschleimhaut bevölkern, stellen nur insofern keine typischen Plasmazellen dar, als ihnen die Vakuole fehlt, die für den Marschalkó'schen Typus charakteristisch ist.

Auf der anderen Seite finden wir im Darm, bunt gemischt mit den oben beschriebenen Plasmazellenarten, eine dritte Serie von Zellformen, die wir zu derselben Kategorie rechnen. Es sind diese Zellen, die in Größe, Form, Kernmorphologie und dem Vorhandensein einer Vakuole genau mit den klassischen Plasmazellen übereinstimmen, deren Plasma aber eine evidente Veränderung erkennen läßt. Dasselbe zeigt nämlich, bei einer Zelle mehr, bei der anderen weniger vakuolenähnliche Gebilde, welche im ganzen Zelleib auftreten können. Einzelne Zellen besitzen nur einige solcher veränderten Stellen, andere schon viel mehr. Dieselben können an jeder Stelle des Plasmas gelagert sein. Endlich findet man oft Zellen, deren Plasma ganz von hellen Körpern durchsetzt ist. An welcher Stelle der Zelle diese Plasmametamorphose anfängt, ist schwer zu sagen, denn die einen zeigen die erste solcher Differenzierungen nahe beim Kern, andere wieder am entgegengesetzten Pol der Zelle. Wie ihre Zahl, so schwankt auch dieser Größe die Gebilde. Im allgemeinen kommen sie derjenigen neben dem Kerne gleich, es sind aber auch größere oder kleinere vorhanden. Hand in Hand mit der physikalischen Veränderung in der Struktur des Plasmas dieser Zellen geht auch eine chemische Umwandlung desselben. Von seiner tiefen Basophilie ist bei stark veränderten Plasmazellen wenig mehr zu sehen. Das frisch gefärbte Präparat läßt nämlich erkennen, daß diese Körper nicht nur ihre Basophilie — bei Giemsa-Färbung also ihr tiefes Blau — verloren haben, sondern in ihrer Farbenaffinität gegen die acidophile Quote hinneigen. Oft sind sie ganz schwach, oft auch stärker rosa gefärbt, ein Beweis, daß gleichzeitig mit der

strukturellen Metamorphose des Plasmas auch eine chemische Veränderung vorgegangen ist, welche sich eben in jener modifizierten Farbenaffinität dokumentiert.

Noch stärker veränderte Zellformen, welche außerdem an ihren Kernen charakteristische Veränderungen zeigen, Formen, die in der Literatur als Russelsche Fuchsinkörperchen bekannt sind, fanden sich in unseren Präparaten selten; wir werden dieselben später noch bei Tieren ausführlich zu besprechen haben.

Fassen wir das soeben Besprochene noch einmal kurz zusammen, so finden wir in der menschlichen Darmschleimhaut außer den typischen Plasmazellen noch andere Elemente, welche wir infolge ihrer nahen Beziehungen zu diesen als zum selben Typus gehörig ansehen. Dazu gehören jene mehr oder weniger vakuolisierten Zellen, ebenso jene anderen Formen mit reichlichem oder geringerem basophilen Protoplasma. Diese zeigen alle Uebergänge zu den nun zu besprechenden Lymphocyten.

d) L y m p h o c y t e n.

Die lymphoiden Elemente trifft man in allen Teilen des Magen-Darmtractus, und zwar in letzterem etwas häufiger an Zahl, aus Gründen, die wir gleich zu erörtern haben. Dieselben zeigen sich vereinzelt, noch öfter aber in kleinen Gruppen zu dreien oder mehreren oder mehr oder weniger von der Umgebung scharf abgegrenzte Zellhaufen, sog. Solitärknötchen. Sonst bildet ihre Hauptansiedlungsstätte die weiten Lücken zwischen den Bindegewebsbalken der Pars subglandularis und intravillosa. Eine nicht geringe Anzahl derselben findet man zwischen den Drüsen oder Epithelzellen des Verdauungsschlauches; ebenso beobachtet man öfters als Ergebnis der Durchwanderung durch das Epithel und Drüsengewebe ihr häufiges Vorkommen im Lumen des Darms resp. der Drüsen.

Was die Morphologie der einzelnen lymphoiden Zellformen betrifft, so präsentieren sie sich als relativ kleine Elemente von meist runder aber auch ovaler oder ziemlich lang ausgezogener Form. Bei einem Teil und zwar der Mehrzahl dieser Zellen ist das Protoplasma im Verhältnis zum Kern schwach entwickelt, tingiert sich mit Giemsa-Lösung hellblau und umgibt den Kern als gleichmäßig breiten Saum. Die andern Zellen zeigen im Verhältnis zum Kernvolumen ein viel reichlicher entwickeltes Protoplasma; welches in seiner Farbenaffinität sich als schwach basophil erweist.

Die Kernformen setzen sich zusammen aus den mehr oder weniger typisch ausgebildeten Radkernen oder größeren, bläschenförmigen Typen, die sich infolge ihres geringen Chromatingehaltes nur wenig färben. Die Verteilung der Chromatinbröckel ist eine sehr unregelmäßige.

Man findet also auf der einen Seite in der Darmschleimhaut lymphoide Zellen, welche ganz dem Typus der kleinen Lymphocyten entsprechen. Ausschließlich aus diesen setzen sich diejenigen Elemente zusammen, welche die Pars interglandularis bevölkern, außerdem die follikelähnlichen Ansammlungen bilden. Die andern Elemente, charakterisiert als „große Lymphocyten“, liegen zwischen den kleinen in den Solitärknötchen, aber auch sonst im Bindegewebe. Uebergänge zwischen beiden Zellformen sind in reichlicher Zahl vorhanden.

Noch einen anderen Befund an den lymphoiden Zellen hätten wir zu erwähnen. Nicht selten findet man sie nämlich in Mitose und zwar trifft man alle Stadien der Kernteilung innerhalb eines reichlichen oder auch weniger entwickelten basophilen Protoplasmas. Was die Lokalisation dieser Mitosen anbetrifft, so liegen dieselben zumeist innerhalb der Solitärknötchen aber auch mitten im Bindegewebe. Innerhalb des Epithels waren wir nicht in der Lage, Karyokinesen nachzuweisen.

e) Mastzellen.

Endlich finden sich in der Mucosa des menschlichen Darmes noch Mastzellen. Diese sind ziemlich häufig in allen Abschnitten, selbst der Muscularis mucosae. Sie sind gleichmäßig in allen Darmteilen vorhanden, im Magen wie im Dünn- und Dickdarm. Wie es scheint, bevorzugen sie vor allem das Bindegewebe, im Epithel sind sie sehr selten anzutreffen, etwas häufiger schon in der Muscularis. Die Mastzellen sind kleine runde Elemente, mit verhältnismäßig wenig, gering basophilem Plasma, welches an seinem Rande mehr oder weniger kleine, oft nur punktförmige metachromatische Körnchen enthält. Der Kern dieser Zellen ist meist ein typischer metachromatisch sich tingierender „Radkern“. Andererseits findet man etwas voluminösere Formen von ovaler oder auch langgestreckter Gestalt, mit einer größeren Anzahl von feinen Granulationen im Protoplasma und einem runden, oft auch ovalen Kern. Endlich trifft man noch die Mastzellen in ihrer typischen Ausbildung, d. h. große,

mit Fortsätzen versehene Zellen, deren Plasma mit dicken, dunkelblauen Granulationen ganz dicht und gleichmäßig erfüllt ist, oft so dicht, daß sie den Kern vollständig verdecken. Man findet also alle Uebergänge von der Mastzelle im Beginne ihrer Bildung bis zur typischen histiogenen Mastzelle. Merkwürdig ist die Lokalisation dieser verschiedenen Formen. Während nämlich die ausgebildete Mastzelle in der Hauptsache in der Muskelschicht oder wenigstens im subglandulären Teil der Tunica propria ihren Sitz hat, sind die noch nicht voll entwickelten Elemente mehr im interglandulären und intravillösen Teil anzutreffen. Auf die Erklärung dieser Tatsache, die uns für die Entstehung der histiogenen Mastzellen der Muscularis Anhaltspunkte gibt, kommen wir später noch zurück.

Hund.

a) Eosinophile Zellen.

In wechselnder Zahl finden sich in jedem Schnitt durch die Darmschleimhaut des Hundes Zellen, welche bei der Färbung mit Hämalaun-Eosin oder mit Giemsa'scher Lösung eosinophile Granulationen aufweisen. Was zunächst den Ort ihres Vorkommens anbetrifft, so zeigt sich, daß sie im Magen relativ selten, dagegen im Darm sehr häufig sind. Hier liegen sie, zumeist in der Pars intravillosa, sowie zwischen den Epithelzellen, oft sehr zahlreich, am häufigsten wohl im Duodenum und Dünndarm. Jedoch auch in der Pars interglandularis und subglandularis trifft man sie in reichlicher Anzahl. Meist liegen sie vereinzelt an den schon erwähnten Stellen, nur in der Pars intravillosa kommt es zu kleinen Ansammlungen solcher Elemente, deren Zahl aber auch hier drei, höchstens 4 nicht überschreitet. Im Darmlumen trifft man sie ziemlich häufig entsprechend ihrem reichlichen Vorkommen zwischen den Epithelzellen.

Das Protoplasma dieser Zellen zeigt keine Besonderheiten in seiner Färbung. Es ist gleichmäßig erfüllt von unter sich gleichgroßen, runden Körnchen, welche sich stark acidophil färben. Granulationen, die deutlich einen dunkler gefärbten Ring um eine hellere Mittelscheibe erkennen lassen (Fig. 4f.), findet man nicht sehr häufig und auch nur bei gut gelungener Färbung.

Interessant ist der Kern dieser Zellen. Er liegt oft exzentrisch (Fig. 2 emy₁), kann aber auch, besonders wenn das Protoplasma

nicht reich entwickelt ist, in der Mitte der Zelle liegen (Fig. 2 emy₂). Sehr oft ist der Kern vollständig rund oder oval im Verhältnis zur Zelle groß (Fig. 2 emy₁ u. Fig. 4 f.). Er ist hell gefärbt und enthält das Chromatin in Form von kleinen oder größeren, unregelmäßig konturierten Brocken oder langen Fäden. Außer diesen runden und ovalen Kernen finden sich dann noch in erheblicher Zahl solche, die an ihrem Rande eine kleinere oder größere Einkerbung (Fig. 2 emy₂) zeigen, neben anderen, die Bohnen- oder Nierenform aufweisen, und endlich solchen, welche in 2 getrennte oder nur noch durch einen dünnen Chromatinfaden zusammengehaltene Abschnitte fragmentiert sind. Ueber die Natur dieser Zellen werden wir später zu berichten haben.

b) Neutrophile Leukocyten.

Die neutrophilen Leukocyten bilden keinen häufigen Befund in der Darmschleimhaut des Hundes. Man sieht sie von Zeit zu Zeit vereinzelt; immer stellen sie den polymorphkernigen Typus dar; ihr Protoplasma enthält anscheinend, wenigstens mit den von uns angewandten Färbungsmethoden, keine Granulationen.

c) Plasmazellen.

Sehr häufig finden sich in allen Teilen des Darmes typische Plasmazellen vom Marschalkóschen Typus, aber auch weniger typische Formen, d. h. Zellen mit stark basophilem, mehr oder weniger reichlichem Protoplasma und deutlichem Radkern oder mindestens mit Andeutung eines solchen, stellen einen häufigen Befund dar. Ueber ihre Lokalisation gilt das schon beim Menschen Gesagte. Der gleiche Befund ist zu erheben bei den sog. Degenerationsformen der Plasmazellen, wie den mehr oder weniger stark veränderten Formen oder den typischen Russelschen Fuchsin-körperchen. Letztere sind nicht sehr häufig und weisen genau dieselben morphologischen Eigenschaften auf wie bei anderen Tieren, bei welchen sie viel reichlicher vorkommen.

d) Lymphocyten.

Auch die Lymphocyten trifft man in der Darmmucosa überaus häufig. Sie finden sich vereinzelt nicht nur überall zwischen den Epithel- und Drüsenzellen zerstreut, auch im intravillösen Teil

der Tunica propria wie in ihrer Pars interglandularis und subglandularis liegen sie nicht allein zwischen anderen Zellarten, sondern bilden sehr häufig scharf umgrenzte Herde, die fast ausschließlich aus ihnen sich zusammensetzen. Ebenso zeigt sich, daß stellenweise das Lumen des Darmes von diesen lymphoiden Elementen stark durchsetzt ist.

Was die Morphologie dieser Zellen betrifft, so erweisen sie sich als typische kleine und große Lymphocyten. In der Mehrzahl sind es kleine Lymphocyten, welche den Hauptanteil dieser lymphoiden Zellen stellen. Erst in zweiter Linie kommen die „großen Lymphocyten“. Diese liegen meist innerhalb der follikelähnlichen Ansammlungen von lymphoiden Elementen, zwischen den Epithelzellen sahen wir dieselben nie. Außer diesen beiden typischen Formen kommt noch eine dritte Art von Elementen vor, welche sich als Uebergangsformen zwischen großen und kleinen Lymphocyten erweisen; darunter verstehen wir alle diejenigen Elemente, welche nicht mit dem Typus des kleinen resp. großen Lymphocyten übereinstimmen, sei es, daß sie in ihrer Kernstruktur oder -größe, oder aber in der Menge und der Färbbarkeit ihres Protoplasmas Abweichungen von dieser oder jener Form aufweisen. Endlich finden wir noch die lymphoiden Zellen in mitotischer Teilung begriffen — diese fast ausschließlich innerhalb der Herde solcher Elemente, sehr selten vereinzelt innerhalb des Bindegewebes und überhaupt niemals zwischen den Epithelzellen. Die meisten dieser Zellen zeigen ein reichlich entwickeltes Protoplasma und große schlanke Chromosomen und beweisen durch diesen Befund ihre Zugehörigkeit zu den großen Lymphocyten; andererseits sind sichere Mitosen kleiner Lymphocyten selten.

e) Mastzellen.

Einen weiteren Befund in der Darmmucosa stellen Zellen dar, welche durch stark basophile Granulationen innerhalb ihres Protoplasmas ausgezeichnet sind. Sie liegen nie in Gruppen, sondern immer zerstreut zwischen den anderen Elementen im Bindegewebe und kommen in sämtlichen Abschnitten des Darmes vor; sie sind vor allem im Fundus, Duodenum und Dickdarm sehr häufig. Im ausgebildeten Zustande findet man sie vorwiegend in der Pars subglandularis der Tunica propria. Es sind große, langgestreckte Zellen mit mehr oder weniger seitlichen Fortsätzen. Ihre Granulationen

färben sich mit P a p p e n h e i m schem Methylgrün-Pyroningemisch leuchtendrot, mit Giemsa dunkelblau oder violett, sind daher deutlich metachromatisch. Sie liegen dicht gedrängt im Protoplasma, oft so dicht, daß sie den Kern vollständig verdecken. Die einzelnen Granulationen sind unter sich nicht gleich groß: ihre Größe schwankt zwischen ganz feinen staubförmigen Gebilden und großen Körnern, welche oft doppelt so groß sind wie die acidophilen Granula. Manche Zellformen enthalten nur sehr spärlich Granulationen; diese liegen dann meist an der Peripherie der Zellen in sehr ungleichmäßiger Verteilung. Auch die Form dieser Elemente weist gegenüber den vorhergehenden bedeutende Unterschiede auf, denn diese Zellen mit ihren spärlichen und feinen Körnchen sind rund oder oval und haben nie die langgestreckte Gestalt der weiter oben beschriebenen Typen. Ebenso zeigt sich hinsichtlich der Lokalisation dieser Zellen, daß sie meist in der Pars intravillosa und interglandularis liegen. Zwischen diesen beiden Zellformen finden sich in bezug auf ihre Gestalt sowie ihren Reichtum an Granulationen alle Uebergänge.

Die Kerne dieser Zellen färben sich mit Giemsalösung dunkelblau-violett und sind ihrer Struktur nach meistens typische Radkerne, vor allem bei jenen Zellen, die sehr spärlich Granulationen enthalten. Mitosen haben wir bei diesen Zellen nie nachweisen können.

Die Natur dieser Elemente kann nicht zweifelhaft sein. Allen ihren charakteristischen Merkmalen nach sind es Mastzellen, und zwar nicht nur ausgebildete histiogene Mastzellen, wie man sie überall im Bindegewebe — so auch hier — findet, sondern auch solche, die erst im Entstehen begriffen sind.

f) „Schollenleukocyten“.

Eine dritte Art der in der Darmmucosa des Hundes vorkommenden granulierten Elemente stellen Zellen mit acidophilen Granulationen dar, die wir aber nicht mit den unter a) beschriebenen eosinophilen identifizieren können, wie wir später ausführlich darlegen werden. Die Zellen (Fig. 3 und 4) finden sich vorwiegend im Darm, weniger häufig in der Magenschleimhaut. Sie sind sehr zahlreich an einzelnen Stellen, besonders im Duodenum und Dünndarm. Wie es scheint, sind sie hauptsächlich zwischen den Epithelzellen lokalisiert, im bindegewebigen Teil der Darmschleimhaut haben wir sie ebensowenig feststellen können wie im Lumen oder in den Drüsen oder endlich zwischen den Drüsenzellen.

Es sind große Zellen von runder, ovaler oder auch verzweigter Gestalt mit sehr schwach acidophilem, oft kaum oder gar nicht färbbarem Protoplasma. In dasselbe eingelagert zeigen sich acidophile Körner und Schollen, welche sich in sehr unregelmäßiger Weise innerhalb der Zelle verteilen. Oft liegen sie an einer Seite der Zelle ganz nahe beieinander, oft sind einige wenige Körner innerhalb der ganzen Zelle unregelmäßig zerstreut, oft ordnen sie sich zu beiden Seiten des Kernes in mehr oder weniger regelmäßiger Weise an, kurz, es läßt sich für die Art der Lokalisation der Körner im Protoplasma kein bestimmter Typus aufstellen.

Was die Zahl dieser Gebilde in einer Zelle anbetrifft, so zeigt sich, daß dieselbe ungemein stark variiert zwischen solchen Elementen, welche nur ein oder zwei Körner oder Schollen enthalten (Fig. 3 schl₁) und andererseits solchen Formen, die teilweise oder aber vollständig von diesen Gebilden angefüllt sind (Fig. 3 schl₂).

Ebenso unterliegt die Größe dieser Einlagerungen starken Schwankungen auch innerhalb einer einzelnen Zelle. Denn einerseits bemerkt man Elemente, die Körnchen ungefähr von der Größe der eosinophilen Granulation der acidophilen Leukocyten (Fig. 4 b, c) neben anderen Schollen enthalten, welche schon einem Erythrocyten gleichkommen oder noch größer sind. Andererseits trifft man noch solche Zellen, die in ihrem Protoplasma wenige, aber dafür ziemlich große Schollen aufweisen (Fig. 4 d, e).

Konstanter wie die Größe erweist sich die Form dieser merkwürdigen Einlagerungen. Im allgemeinen sind sie sphärisch, können aber auch oval sein. Sie färben sich mit Hämalaun-Eosin rosa; auch nach Giemsa-Färbung nehmen sie einen roten Ton an, der aber von dem Rot, in dem sich die Granula der eosinophilen Leukocyten tingieren, sich deutlich unterscheidet: Es ist nicht das tiefe Rot, das oft schon einen Stich ins Blaue zeigt, sondern ein etwas hellerer Ton, der sich mehr dem Rosa nähert. Das einzelne Körperchen färbt sich nicht gleichmäßig rot, sondern läßt deutlich eine Scheidung in zwei Zonen erkennen, wie sie auch oft das eosinophile Granulum zeigt; die äußere Zone färbt sich nämlich im Verhältnis zur zentralen Scheibe viel intensiver, so daß die letztere sehr hell, oft fast weiß erscheint; ein Verhalten, das viel Ähnlichkeit mit demjenigen der roten Blutkörperchen in der Ansicht von oben zeigt. Wie wir schon hervorgehoben haben, besteht keinerlei Gesetzmäßigkeit in der Zahl und Größe der Granula einerseits und der Größe der Zelle anderer-

seits. Auch unterliegt die Verteilung der Körner in der Zelle keinerlei Regelmäßigkeit. Auffallend ist jedoch ein ziemlich konstanter Befund; es sind nämlich jene großen und größten Schollen nie in erheblicher Zahl in einer Zelle vorhanden (Fig. 4 d, e), sondern ihre Zahl bleibt gewöhnlich eine beschränkte und steigt nicht über wenige Schollen. Es ist dies ein Punkt, der uns nicht allein für das Verständnis der Genese und des Schicksals dieser Zellen von Wichtigkeit erscheint, sondern auch zur Erklärung der Beziehungen dieser Elemente zu anderen Zellen bei anderen Tieren herangezogen werden kann.

Ebenso merkwürdig wie die Einlagerungen erweisen sich die Kerne dieser Zellen. Sie sind verhältnismäßig groß und immer in der Einzahl vorhanden. Ihre Lage ist mehr oder weniger exzentrisch. Kugelrunde Kernformen sind selten, gewöhnlich sind sie etwas oval (Fig. 4 a), oft auch mehr in die Länge gezogen und an einer Seite eingebuchtet (Fig. 4 d), so daß sie in Form einer Wurst erscheinen. Endlich sind auch solche Kerne nicht selten, die mehrere Einbuchtungen erkennen lassen, in welche sich die Schollen einschmiegen, so daß der Kern mehr oder weniger lange Fortsätze zeigt. Die gewöhnlichste Kernform dieser Art ist die dreizipflige (Fig. 4 e), es kommen aber auch Kerne vor, welche 4 oder seltener mehr solcher Fortsatzbildungen zeigen. Der Chromatingehalt dieser Kerne ist beträchtlich. Nicht nur die gesamte Kernmasse färbt sich ziemlich dunkel, einmal mehr (Fig. 4 b), ein andermal weniger (Fig. 4 a), sondern auch der Gehalt an Chromatinschollen und Fäden ist nicht unbeträchtlich. Er unterliegt jedoch verhältnismäßig großen Schwankungen. Die Schollen sind unregelmäßig konturiert und verteilen sich ungleichmäßig über den ganzen Kern. Sie sind oft größer, oft auch kleiner; zwischen ihnen ziehen sich mehr oder weniger lange feine Chromatinfäden hin. Nukleolen haben wir nie nachweisen können, auch eine richtige Radkernstruktur haben wir in diesen Elementen nicht beobachtet.

Bestimmte Beziehungen zwischen Quantität der Einlagerungen einerseits und der Kernform andererseits scheinen nicht zu bestehen. Denn die letztere erweist sich ganz unabhängig von Größe und Zahl der eingelagerten Schollen. Wir finden neben Zellen mit regelmäßig konturiertem ovalem Kern und vielen großen und kleinen Körpern auch solche Elemente, welche diese Schollen in derselben Anzahl und Größe enthalten, lang ausgezogene, wurstförmige Kerne aufweisen.

Was die Natur dieser Zellen angeht, so handelt es sich hier um einen in seiner Morphologie und Lokalisation wohl charakterisierbaren Zelltypus, der nicht ohne weiteres mit einer schon besprochenen Zellart zu identifizieren ist.

Eine Tatsache ist bei der Betrachtung der Fig. 3 ohne weiteres klar, nämlich die, daß diese merkwürdigen Zellen in keinem Zusammenhang mit den epithelialen Elementen stehen, zwischen denen sie konstant angetroffen werden. Wie die andern Vertreter der lymphoiden Zellreihe, die in derselben Figur dargestellt sind, zeigen auch sie durch ihre runde oder schwach ovale Form, daß sie zwischen die zylindrischen Epithelzellen eingewandert sein müssen. Ueber ihre Herkunft gibt ihre gesamte Konfiguration Aufschluß: vor allem ist es der charakteristische Kern, der in seiner Form, Größe, seinem Chromatingehalt große Ähnlichkeit, ja sogar sehr oft völlige Identität mit dem typischen Wanderzellenkern, speziell dem Kern des großen Lymphocyten aufweist.

Was endlich die merkwürdigen Granulationen dieser Zellen anbetrifft, so wird unten auf ihre Natur und Herkunft noch ausführlich einzugehen sein.

Katze.

a) Eosinophile Zellen.

Die eosinophilen Zellen finden sich sehr zahlreich in allen Teilen des Darms. Sehr auffallend ist, daß die Magenschleimhaut — besonders in ihrer Pars subglandularis — von ihnen relativ stark durchsetzt ist; aber auch in den anderen Abschnitten des Darmes tritt der Reichtum an solchen Elementen deutlich hervor. Wie im Magen, so auch hier, ist die Verteilung dieser Elemente so, daß die große Mehrzahl auf die Tunica propria kommt, während die Epithel- und Drüsenpartien sich als relativ arm an eosinophilen Zellen erweist. Im Lumen des Darmes ist ihre Zahl nicht besonders erheblich. Man trifft sie vor allem im Magen — zu ziemlich großen Herden vereinigt, aber auch im Darm ist ihr Vorkommen ein keineswegs seltenes.

Es sind große Zellen, von runder oder ovaler Gestalt, deren Protoplasma dicht von Körnern, welche sich nach Hämalaun-Eosin- oder Giemsa-Färbung tief rot, nach Triacidfärbung orange-gelb tingieren, angefüllt ist. Die Granula sind ziemlich groß,

von sphärischer Gestalt und füllen den ganzen Zelleib gleichmäßig aus. Die Kernformen dieser Zellen sind ausgesprochen polymorph. Meistens trifft man sie als typische Hantelkerne oder schon in fragmentiertem Zustande mit oder ohne Verbindung der einzelnen Fragmente. Einen Kerntypus vermißt man bei der Katze: die großen runden, regelmäßig konturierten Kerne, die beim Hund so zahlreich sind. Kurz, diese Zellen sind allen ihren morphologischen Eigenschaften nach identisch mit den typischen eosinophilen polymorphkernigen Leukocyten, wie man sie überall in den Blutgefäßen oder den blutbildenden Organen antreffen kann. Wir zögern deshalb auch nicht, diese Elemente selbst als richtige polymorphkernige acidophile Leukocyten zu betrachten.

b) Neutrophile Leukocyten.

Die spezialgranulierten Leukocyten bilden auch bei der Katze einen ziemlich seltenen Befund. Man findet sie vereinzelt überall in der Tunica propria der Darmschleimhaut; immer stellen sie typische polymorphkernige Formen dar. Granulationen haben wir mit unseren Färbemethoden in ihnen nicht nachweisen können.

c) Lymphocyten.

Analog den schon beim Menschen und Hund ausführlich beschriebenen lymphoiden Zellformen findet man bei der Katze im wesentlichen dieselben Elemente sowohl in bezug auf ihre Qualität wie auch auf ihre quantitative Verteilung. Die Hauptmasse machen auch hier die „kleinen Lymphocyten“ aus, d. h. Elemente mit typischen Radkernen und einem schmalen basophilen Plasmaum. Sie sind nicht allein in der Tunica propria als diffuse Ansammlungen, oder auch in den Solitärknötchen vorhanden, sondern bilden einen integrierenden Bestandteil der Elemente, welche die Partien zwischen den Epithelzellen bevölkern. Viel seltener trifft man bei der Katze die „großen Lymphocyten“ in ihrer charakteristischen Ausbildung, und zwar nur innerhalb der größeren Ansammlungen lymphoider Elemente. Dagegen sind Uebergangsformen zwischen großen und kleinen Lymphocyten überall relativ häufig. Ebenso beobachtet man Mitosen lymphoider Zellen meist innerhalb der Solitärknötchen; jedoch zur Bildung von richtigen Keimzentren scheint es nicht häufig zu kommen.

d) Plasmazellen.

Auch in der Beschreibung der Plasmazellen können wir uns kurz fassen. Man findet diese Elemente bei der Katze sehr häufig in der Tunica propria der Darmschleimhaut meist mit lymphoiden Elementen vergesellschaftet. Die meisten dieser Zellen bestehen aus typischen Formen mit stark basophilem Protoplasma, Radkern und einer juxtanukleären Vakuole. Aber auch Zwischenformen zwischen solchen und Lymphocyten sind in relativer Häufigkeit vorhanden. Noch eine Zellform ist zu erwähnen: nicht selten sind nämlich solche Typen, welche in ihrer Morphologie ganz den Plasmazellen entsprechen bis auf eine Veränderung, welche sie in mehr oder weniger ausgeprägter Weise zeigen. Ihr Plasma erscheint nämlich nicht krümelig und verwaschen granuliert, sondern hat seine Beschaffenheit infolge Einlagerung von vakuolenähnlichen Hohlräumen die aber nicht immer eine scharfe Begrenzung aufweisen, wesentlich geändert. Hand in Hand mit dieser strukturellen Veränderung geht aber auch eine Umwandlung des Plasmacharakters, die sich in der Aenderung seiner tinktoriellen Eigenschaften dokumentiert. Statt der starken Basophilie zeigen jene vakuolisierten oder wenigstens aufgelockerten Teile eine deutliche Acidophilie, so daß nach Giemsa-Färbung an die Stelle des tiefen Blau ein schwacher Rosaton tritt. Die Zellen, welche jene Veränderung in hervorragendem Maße erkennen lassen, leiten über zu dem gleich zu besprechenden Typus, so daß eine scharfe Begrenzung zwischen Plasmazellen bzw. plasmazellenähnlichen Formen und jenen Elementen unmöglich ist.

e) Russelsche Fuchsinkörper.

In allen Abschnitten der Darmschleimhaut — von der Cardia bis zum Dickdarm — trifft man in relativ häufiger Zahl und in gleichmäßiger Verteilung über den ganzen Darmtractus Zellen, welche schon bei geringer Vergrößerung durch ihr großes Volumen auffallen (Fig. 5). Ausschließlich scheinen sie die Tunica propria der Darmmucosa zu bevölkern. Es sind große Zellen von unregelmäßiger Gestalt: selten sind sie von runder Form, sondern zeigen meist größere oder kleinere Fortsätze. Ihr Protoplasma färbt sich nach Hämalaun-Eosin oder Giemsa-Färbung deutlich rosa, ist also ausgesprochen acidophil. Es ist erfüllt oder besser gesagt es setzt

sich zusammen aus einer beträchtlichen oder geringeren Zahl von Vakuolen, deren Größe ungemein schwankt, und zwar zwischen kleinen, das Volumen eines Granulums vom eosinophilen Leukocyten kaum übersteigenden Bläschen und sehr großen Hohlräumen, die oft die Hälfte der ganzen Zelle einnehmen. Diese Vakuolen sind kugelförmig und scharf voneinander abgegrenzt. Die sphärische Gestalt ist oft infolge der gegenseitigen Abplattung dieser Kugeln etwas verzogen. Ihr Inhalt erscheint homogen, er färbt sich — bei den kleineren Vakuolen nicht so deutlich wie bei den größeren — in seinem zentralen Teil viel weniger intensiv wie an seiner Peripherie. Wie wir schon hervorgehoben haben, schwankt die Zahl der Vakuolen sehr: So finden sich Zellen, welche mit kleinen Bläschen ganz angefüllt sind (Fig. 5, R.K.), während andere nur einen, zwei oder drei solcher Hohlräume enthalten, die dafür aber in ihrem Volumen ein mehrfaches der ersteren betragen.

Ebenso variierend wie die Größe und Zahl der Vakuolen ist der Kern dieser Zellen in seiner Lage und Konfiguration. Er liegt oft etwas exzentrisch, öfter aber ist er ganz an die Peripherie der Zelle verschoben. Was seine Gestalt anbelangt, so zeigt er einmal typische Lymphocytenkernstruktur, also oft Andeutung eines Radkernes (Fig. 5, R.K.), dann aber geht in vielen Fällen, d. h. da, wo er ganz an den Rand der Zelle gedrückt erscheint, eine regelmäßige Form verloren, der Kern verliert seine ovale oder runde Gestalt, wird halbmond- oder sichelförmig und sendet zwischen die einzelnen Vakuolen mehr oder weniger lange Fortsätze, deren Zahl gewöhnlich zwei bis drei beträgt. Pyknotische Erscheinungen oder abnorme schlechte Färbbarkeit des Chromatins wurde dabei nie beobachtet.

Interessant ist das Verhältnis zwischen Kerngestalt und -struktur einerseits sowie Zahl und Größe der Vakuolen andererseits. Es zeigt sich, daß hier bestimmte Gesetzmäßigkeiten herrschen, daß nämlich jene Zellen mit wenig, aber dafür voluminösen Hohlräumen, konstant die an die Seite gepreßten halbmond- oder sichelförmigen Kerne aufweisen, während diejenigen Elemente, welche von kleineren und zahlreichen Vakuolen erfüllt sind, die großen, relativ regelmäßig konturierten Kerne besitzen. Auf die Erklärung dieses Verhaltens werden wir später einzugehen haben.

Es erhebt sich noch die Frage nach der Natur dieser Zellen. Wir zweifeln nicht daran, daß sie mit den in der Literatur schon

lange bekannten „Russelschen Fuchsinkörperchen“ identisch sind. Ueber ihren Zusammenhang mit den Plasmazellen geben uns jene sub d beschriebenen Formen Aufschluß, die neben einem Radkern ein stark vakuolisirtes Plasma aufweisen. Genau denselben Befund trifft man mit mehr oder weniger großen Abweichungen bei den oben betrachteten Formen, welche ganz von Vakuolen durchsetzt sind und deren Kern sich dem typischen Radkern nähern. Auf die genaue Genese sowie die Bewertung dieser Zellformen kommen wir in einem anderen Zusammenhang zurück.

f) Mastzellen.

Nicht besonders zahlreich trifft man in der Darmmucosa — und zwar in allen ihren Teilen ziemlich gleichmäßig verbreitet — Zellen mit basophilen Granulationen, welche ausnahmslos sich in der Tunica propria der Darmschleimhaut finden. Es sind große langgestreckte und verzweigte, öfters auch runde oder ovale Formen, also Typen, wie sie eben den histiogenen Mastzellen eigen sind. In ihrer vollendeten Ausbildung sind sie langgestreckte, mit Fortsätzen versehene Gebilde, deren Plasma vollgepfropft ist mit groben, runden, basophilen Granulationen, die oft so zahlreich sind, daß sie den Kern vollständig verdecken. Im Gegensatz zu diesen ausgebildeten Mastzellen trifft man auch hier solche, und zwar vorzugsweise in den oberen Teilen der Pars intravillosa und im interglandulären Teil der Tunica propria — welche erst im Werden begriffen sind, d. h. runde oder ovale Zellen, die Granula in geringerer Zahl enthalten. Die Körnchen sind klein und liegen meist an der Peripherie des Plasmas. Die Kerne sind oft typische Radkerne. Zwischen diesen beiden Formen — der werdenden und der bereits ausgebildeten Mastzellen sind alle Uebergänge in bezug auf Größe, Zahl und Lokalisation der Granula vorhanden.

g) „Schollenleukocyten“.

Die letzte der bei der Katze zu besprechenden Zellformen stellt einen Typus von Elementen dar, die sehr häufig in der Darmmucosa — aber wie es scheint ausschließlich im Epithel — anzutreffen ist. Hauptsächlich sind diese Elemente im Fundusteil des Magens sowie im Dünndarm zu finden, sind aber auch in den anderen Abschnitten des Darmes nicht selten.

Die einzelne Zelle präsentiert sich als ein ziemlich großes Gebilde von unregelmäßiger oft ovaler Gestalt. Ihr Protoplasma färbt sich sehr schwach acidophil und weist als solches keine Besonderheiten auf (Fig. 6 schl). Von den umgebenden Zellen läßt es sich schlecht abgrenzen. In dasselbe sind aber eine mehr oder weniger große Zahl von Schollen eingelagert, welche kuglige, meist unregelmäßige Konturen aufweisen. Diese Schollen sind verschieden große Gebilde, welche die Zelle nicht ganz und gleichmäßig ausfüllen. Wir finden in ein und derselben Zelle neben relativ kleinen Körnern größere Brocken (Fig. 6 schl_{1, 3}), welche das Volumen eines Erythrocyten weit übertreffen können (Fig. 7 schl₃). Wie ihre Größe, so unterliegt auch die Zahl dieser Einlagerungen beträchtlichen Schwankungen. Die meisten dieser Zellen enthalten 10—15 solcher Schollen, jedoch sind Elemente gar nicht selten, welche nur 2—3 oder aber 25—30 derartiger Gebilde bergen. Was ihren Färbungscharakter betrifft, so tingieren sich diese Einlagerungen bei Hämalaun-Eosin- und Giemsa-Färbung schwach rosa (Fig. 6), bei Triacidfärbung orangegelb (Fig. 7). Bei letzterer entspricht ihr Farbenton etwa denjenigen der Erythrocyten, während sie sich viel weniger rot färben, als dies bei Giemsa-Färbung die roten Blutkörperchen oder die Granula der eosinophilen Leukocyten tun. Sehr deutlich hebt sich oft im Zentrum der Schollen eine hellere Scheibe von dem dunkler gefärbten Randteil ab.

Die Kerne dieser Zellen variieren in allen ihren morphologischen Eigenschaften beträchtlich. Sie liegen immer exzentrisch, meistens sogar ganz an der Peripherie. In ihrer Größe und Gestalt weisen sie große Verschiedenheiten auf, erscheinen entweder als große Formen von ovaler (Fig. 6 schl₁) oder bohnenförmiger Gestalt (Fig. 7 schl₃), oder sie sind kleiner und an einer oder mehreren Seiten eingebuchtet (Fig. 6 schl₂). Auf diese Weise präsentieren sie sich als zwei- oder dreizipflige Formen. Sie färben sich im ganzen dunkel und enthalten reichlich Chromatinbrocken und -fäden, die jedoch nie eine Andeutung von Radstruktur erkennen lassen.

Eine gesetzmäßige Beziehung zwischen der Kernform und der Zahl oder Größe der Einlagerungen haben wir nicht zu konstatieren vermocht. Vielmehr ist dieses Verhältnis sehr variabel, denn die einzelne Zelle zeigt unabhängig von ihrer Kernform oder -größe viele oder wenige sowie große oder kleine Granulationen.

Die Natur und Herkunft dieser Zellen wird uns später ausführlich zu beschäftigen haben.

Ratte.

a) Eosinophile Zellen.

In allen Schnitten durch jeden Darmabschnitt der Ratte trifft man in wechselnder Zahl — aber immer sehr häufig — Elemente, deren Granula sich mit sauren Farbstoffen intensiv färben (Fig. 8). Hauptsächlich sind diese Zellen in der Cardia und im Dünndarm lokalisiert. Ueberall bevölkern sie die Tunica propria der Darmmucosa, in das Epithel dringen sie selten ein und finden sich demgemäß auch nicht häufig im Lumen des Darmes. Mehr noch wie die Pars subglandularis der Tunica propria ist die Pars intravillosa von ihnen durchsetzt; auch die Pars interglandularis ist sehr stark von diesen Zellen bevölkert. Zu größeren Ansammlungen von eosinophilen Zellen kommt es nur an einer Stelle: direkt am Uebergang vom Oesophagus in den Anfangsteil des Magens. Sonst zeigen sie sich nur vereinzelt zwischen den anderen Wander- und Bindegewebszellen, höchstens kammt es zur Bildung kleinerer Herde von 3 oder 4 Zellen.

Die einzelnen Typen sind von runder oder ovaler Gestalt, das Protoplasma zeigt keine Besonderheiten. Der ganze Plasmaleib ist dicht und gleichmäßig von runden Körnchen erfüllt, die nach Giemsa- oder Hämalun Eosin-Färbung einen dunkelroten Farbton annehmen. Besonders wichtig sind die Kernformen dieser Zellen. Die Kerne liegen meist exzentrisch (Fig. 8 emy₁); doch kommt auch zentrale Lagerung vor, besonders wenn das Protoplasma spärlich entwickelt ist.

Die meisten Kerne sind ziemlich groß und rund (Fig. 8 emy₁); daneben finden sich noch solche von ovaler Gestalt (Fig. 8 emy₃) der mit kleineren oder größeren Einbuchtungen (Fig. 8 emy₂). Die Grundsubstanz ist relativ dunkel gefärbt, das Chromatin erscheint in Form von unregelmäßig verteilten, ungleich großen Brocken und dünnen Fäden. Außer solchen Kernen konstatieren wir noch in beträchtlicher Anzahl andere, die in ihrer Mitte eine Lochbildung aufweisen oder sich als ausgebildete „Ringkerne“ präsentieren, wie wir sie in der Thymus der Ratte ausführlich beschrieben haben (1913).

Ein Vergleich der vorliegenden Elemente mit den im Knochenmarke vorkommenden kompaktkernigen eosinophilen Zellen und

den eosinophilen Leukocyten der Blutgefäße beweist in einwandfreier Weise, daß beide Zellarten identisch sind. Wir nehmen auf Grund dieses Befundes an, daß die mit Ringkernen versehenen eosinophilen Zellen der Darmschleimhaut typische polymorphkernige acidophile Leukocyten darstellen, und andererseits die kompaktkernigen Eosinophilen wie die gleichnamigen Elemente des Knochenmarks als Myelocyten zu bezeichnen sind. Wie in den hämatopoetischen Organen, so schließen wir auch hier aus dem Vorkommen von Uebergangsformen zwischen Myelocyten und polymorphkernigen Leukocyten, daß beide Formen in genetischen Beziehungen, d. h. daß auch in der Darmmucosa aus den kompaktkernigen „Myelocyten“ durch Kernumformung typische polymorphkernige Leukocyten hervorgehen.

Wir haben schon darauf hingewiesen, daß sich in der Cardia eine auffallend starke Anhäufung von eosinophilen Zellen konstatieren läßt. Ihre genaue Lokalisation sind die zwei oder drei untersten papillenartigen Vorsprünge der Tunica propria des Oesophagus, sowie die ersten, noch mit Uebergangsepithel bekleideten Magenfalten.

Hier finden sich die eosinophilen Zellen in großer Menge in Form eines ausgebreiteten Herdes, der fast nur aus ihnen sich zusammensetzt und nur spärlich Lymphocyten und Mastzellen enthält. In bezug auf die Kernformen dieser Typen ist zu bemerken, daß, wenn auch die größte Mehrzahl dieser Zellen aus Elementen mit Ringkernen besteht, doch nicht wenig typische Myelocyten und Uebergangsformen, d. h. Zellen mit beginnender Lochbildung, zwischen ihnen zu finden sind, ein Beweis, daß die Bildung dieser Leukocyten aus Myelocyten in loco vor sich geht. So dicht ist die Durchsetzung dieses Teiles des Darmtractus mit eosinophilen Zellen, daß wir hier an das Vorhandensein eines besonderen Organes zur Bildung solcher Elemente denken können, wie es von Leydig, Drzewina u. a. bei niederen Wirbeltieren beschrieben worden ist.

b) Spezialgranulierte Leukocyten.

Die spezialgranulierten Zellen, welche bei der Ratte bekanntlich der Granula entbehren, finden sich in der Darmmucosa sehr spärlich und sind auch wohl nur als zufällige Bestandteile derselben aufzufassen. Man trifft sie ausschließlich in der Nähe des Epithels:

sie bestehen alle aus Formen mit mehr oder weniger zusammenhängenden Ringkernen.

c) Lymphocyten.

Die lymphoiden Zellen der Darmschleimhaut zeigen weder in bezug auf ihre Zahl noch ihre Morphologie einen Unterschied gegenüber den schon ausführlich behandelten gleichen Elementen bei Mensch, Hund oder Katze. Das gleiche gilt von den Plasmazellen, aus diesem Grunde erscheint uns ihre ausführliche Besprechung an dieser Stelle überflüssig.

d) Mastzellen.

Die Zellen mit basophilen Granulationen bilden bei der Ratte einen auffallend häufigen Bestandteil der Darmschleimhaut (Fig. 9). In allen Teilen des Darmtractus sind sie zu finden, schon in der Cardia sind sie nicht selten und auch in allen anderen Abschnitten kommen sie ziemlich häufig vor. Stark durchsetzt ist die Pars intravillosa und subglandularis, jedoch fehlen sie auch nicht zwischen den Epithelzellen des Darmes. Herdbildungen findet man nie, vielmehr liegen sie vereinzelt zwischen Epithelzellen oder Bindegewebs- und Wanderzellen.

Es sind große, öfters sehr große Elemente von runder oder langgestreckter Gestalt. Letztere Formen weisen meist Fortsätze auf, die auf amöboide Bewegung hindeuten (Fig. 9 mz₂). Das Protoplasma dieser Zellen ist reichlich und in seinem Färbungscharakter deutlich basophil. Es ist dicht und gleichmäßig erfüllt von verschieden großen Körnern, die sich nach Giemsa-Färbung gewöhnlich tiefblau tingieren. Daneben trifft man aber noch Zellen, die nur wenig Granula enthalten, oft nur einige ganz feine Körnchen in ihrer Peripherie. Alle diese Granulationen sind ohne Rücksicht auf ihre Größe kugelig (Fig. 9 mz, mz₃) und auch in ihrem Färbungscharakter gleich.

Neben diesen soeben beschriebenen Zellen finden sich — ausschließlich zwischen den Epithelzellen und meist im Dickdarm — Elemente, welche außer den schon besprochenen Granulationen noch eigentümliche Einlagerungen enthalten. Bald mehr, bald weniger an der Zahl zeigen sich nämlich in diesen Typen größere, oft bedeutend größere Granula, welche nicht nur wegen ihres Volumens, sondern

auch wegen ihrer veränderten Färbbarkeit auffallen. Von Metachromasie ist an ihnen nichts zu bemerken, vielmehr zeigen einzelne eine relativ schwache Basophilie, andere — besonders die größeren — eine nach Giemsa-Färbung deutlich hervortretende Acidophilie, welche sich in einer schwachen Rosa- oder Lilafärbung dieser Granula äußert (Fig. 9 *mz*₃). Merkwürdig ist das Verhalten dieser größeren Körner gegenüber der P a p p e n h e i m schen Methylgrün-Pyroninfärbung. Während sich nämlich die meisten kleinen Granula solcher Zellen noch tief rot tingieren, zeigen diese großen deutlich eine Abnahme in ihrer Basophilie, die bei den größten vollständig verschwindet. Trotz der beträchtlichen Zunahme in ihrem Volumen und der Aenderung in ihrer Farbenaffinität bleibt die Form dieser Granula konstant die gleiche: sie sind immer kugelförmig, die größten unter ihnen erscheinen schon als große hyaline Kugeln, welche die Größe eines Erythrocyten erreichen können. Die Zahl dieser so veränderten Granula schwankt in den einzelnen Zellen bedeutend, aber soviel steht fest: je größer diese Kugeln werden, um so geringer an Zahl sind sie in einer Zelle vorhanden.

Die Kerne zeigen keine Besonderheiten. Sie haben den Charakter typischer Lymphocytenkerne mit ausgesprochener Radstruktur, oft auch nur mit Andeutung einer solchen, meist sind sie aber so von Körnern überdeckt, daß von ihrer Struktur nicht viel zu erkennen ist. Interessant ist das Vorkommen mitotischer Teilungsfiguren (Fig. 10 *m*), die sich aber auf die Zellen, welche die schon etwas veränderten Granulationen enthalten, beschränken. Wie diese selbst trifft man auch die Mitosen nur zwischen den Epithelzellen und hauptsächlich im Dickdarm. Der Befund dieser Kernteilungsfiguren ist kein seltener, und zwar trifft man alle Stadien der Mitose.

Was die Natur dieser Zellen angeht, so kann kein Zweifel darüber bestehen, daß dieselben typische histiogene Mastzellen darstellen, wie sie bei der Ratte so überaus häufig angetroffen werden. Einesteils handelt es sich um schon ganz ausgebildete Mastzellen, andererseits um solche, die erst in der Entwicklung begriffen sind. Aber wie verhält es sich mit den Zellen, welche außer den typischen Mastzellengranulationen noch jene anderen Einlagerungen enthalten? Einesteils erweisen sie sich infolge ihrer veränderten Granulationen als von den Mastzellen verschiedene Gebilde, dann aber müssen wir jedoch, da wir Zwischenformen zwischen beiden

Typen nachweisen können, annehmen, daß sie in bestimmter Beziehung zueinander stehen. Es zeigt sich nämlich, daß alle Uebergänge zwischen Zellen, die nur wenige etwas größere und heller gefärbte Körner neben ihren metachromatischen Granulationen enthalten, bis zu den Elementen, deren Zelleib nur von solchen veränderten Körnern oder Kugeln angefüllt ist, vorhanden sind. Dies beweist, daß jene Elemente, wenn sie auch nicht direkt typische Mastzellen darstellen, letzten Endes mit ihnen durch alle Uebergangsstufen verbunden sind.

Daß die mannigfachen Veränderungen in den Granulationen jener atypischen Mastzellen nicht degenerativer Natur sind, ist durch das Vorkommen von Mitosen in denselben erwiesen. Auf die Bewertung speziell dieses Befundes sowie der Zellen überhaupt werden wir noch eingehender zurückkommen.

Maus.

a) Eosinophile Zellen.

Zellen mit eosinophilen Granulationen kommen regelmäßig und in ziemlich gleichmäßiger Verteilung in allen Darmabschnitten der Maus vor. Eine Bildung von Herden, wie wir es bei der Ratte beobachtet haben, findet jedoch nicht statt. Vielmehr durchsetzen sie in diffuser Verteilung die Darmschleimhaut, deren Tunica propria sie zu bevorzugen scheinen. Vereinzelt beobachtet man auch eine Durchwanderung dieser Zellen durch das Epithel und demgemäß trifft man sie zwischen den Epithelzellen selbst wie auch innerhalb des Lumens.

Die Zellen selbst zeigen in ihrer Morphologie keine auffallenden Besonderheiten. Es sind große Elemente von meistens runder Gestalt, ihr Protoplasma ist dicht erfüllt mit groben kugeligen Granulationen, welche mit sauren Farbstoffen sich lebhaft tingieren. Die Kerne sind fast alle typische Ringkerne; Formen mit kompakten großen Kernen haben wir nicht beobachtet.

Die Natur dieser Elemente kann nicht zweifelhaft sein. Es sind typische eosinophile Leukocyten, die außer ihren acidophilen Granulationen noch ein einwandfreies Kriterium aufweisen, nämlich ihre ganz charakteristischen Ringkerne. Denn ebenso wie die Ratte besitzen auch die Leukocyten der Maus diese charakteristische Kernform.

b) Spezialgranulierte Leukocyten.

Nicht gerade häufig trifft man bei der Maus eine geringe Zahl von Spezialleukocyten mit ihrem schwach basophilen Protoplasma und ihren Ringkernen, die sich deutlich von denjenigen der eosinophilen unterscheiden. Sie sind viel schmaler als letztere und zerfallen in eine ganze Anzahl von kleinen Fragmenten, während die Kerne der acidophilen Leukocyten höchstens 3—4 solcher Teile erkennen lassen. Ihr Vorhandensein bedeutet an und für sich nichts Charakteristisches für die Darmschleimhaut, denn dafür kommen sie zu selten in ihr vor.

c) Lymphocyten.

Wir haben weder in der Morphologie der lymphoiden Zellen noch in ihrer Zahl oder Verteilung bei der Maus eine Abweichung von dem Verhalten dieser Elemente bei den anderen, schon besprochenen, Tieren feststellen können, so daß wir für ihre Beschreibung auf unsere vorhergehenden Ausführungen verweisen, das gleiche gilt von den Plasmazellen.

d) Mastzellen.

In jedem Schnitt durch die Darmschleimhaut der Maus findet man in großer Zahl Zellen mit basophilen Granulationen. Sie sind oft so häufig, daß sie die eosinophilen Elemente an Zahl weit übertreffen. Besonders ist dies der Fall in der Magenschleimhaut, auch der Dickdarm zeigt eine auffallend starke Durchsetzung mit solchen Zellen. Dabei kommen sie ziemlich gleichmäßig verteilt im Bindegewebe wie im Epithel der Darm- und Magenschleimhaut vor, selten findet man sie im Lumen selbst.

In bezug auf ihre Morphologie lassen sich deutlich 2 Typen solcher Zellen unterscheiden. Einmal die in der Tunica propria gelegenen meist langgestreckten, mit amoboiden Fortsätzen versehenen Elemente, die in ihrem Plasmaleib feine, unter sich gleich große Granulationen enthalten, sodann diejenigen Zellen, welche wesentlich das Epithel des Darmes bevölkern; sie sind ausgezeichnet durch ihre ungleich großen, in ihrer Farbenaffinität stark abweichenden Granulationen (Fig. 11 mz, 12 m). Im übrigen bieten diese Zellen genau dieselben Details, wie wir sie bei der Ratte soeben ausführlich dargestellt haben; es sind dieselben Mastzellen, typische

Formen in der Tunica propria, atypische im Epithel, welche letztere wie bei der Ratte mitotischer Teilung fähig sind (Fig. 12 m). Wir verweisen daher auf unsere obigen Ausführungen.

e) „Schollenleukocyten“.

Der letzte Typus von Wanderzellen in der Darmschleimhaut der Maus sind Elemente, die überaus häufig im Dünndarm, vor allem aber im Dickdarm vorkommen. Lokalisiert sind sie hauptsächlich in den Partien zwischen den Epithelzellen.

Die Zellen sind groß, von runder oder ovaler Gestalt; ihr Protoplasma zeigt keine Besonderheit und ist mehr oder minder vollständig von Schollen ausgefüllt, welche in ihrer Zahl und Größe starken Schwankungen unterliegen. Der Plasmaleib selbst färbt sich sehr schwach, so daß die Abgrenzung dieser Elemente von den Nachbarzellen schwer ist.

Was zunächst die Zahl der Schollen anbelangt, so treffen wir zwar meistens 15—20 solcher Gebilde in einer Zelle, jedoch sind auch solche Typen nicht selten, welche viel weniger, aber dafür beträchtlich größere solcher Einlagerungen in sich enthalten. Ihre Gestalt ist im allgemeinen rund, häufig finden sich jedoch auch schwach ovale Formen. Sie erfüllen das Protoplasma mehr oder weniger dicht Fig. (11 schl) in ganz ungleichmäßiger Verteilung. Im ersteren Falle, wenn die Zelle ganz vollgestopft ist von solchen Körnern, legen sie sich sehr nahe aneinander, ohne aber sich gegenseitig abzuflachen, vielmehr behält jedes Korn seine runde Gestalt bei (Fig. 13 schl).

In bezug auf ihre Größe ist folgendes zu bemerken. Die kleinsten dieser Schollen sind ungefähr doppelt so groß wie ein Granulum eines eosinophilen Leukocyten, die größeren übertreffen oft die Erythrocyten bedeutend an Umfang. Die Schollen jeder einzelnen Zelle sind untereinander in ihrem Volumen ungefähr gleich, von kleinen Schwankungen natürlich abgesehen. Selbstredend finden sich — gleiche Größe der Zellen vorausgesetzt — in einer Zelle viel mehr kleinere als größere oder größte solcher Schollen; letztere sind gewöhnlich nur in der Einzahl oder höchstens zu zweien vorhanden. Ihrem Färbungscharakter nach sind diese Schollen ausgesprochen acidophil, denn sie färben sich mit Giemsa-Lösung oder Hämalaun-Eosin ziemlich stark rot, etwa im Tone der roten Blutkörperchen. An ihnen tritt deutlich eine färberische Scheidung in eine hellere

Innenscheibe und eine schmale, dunkel gefärbte Randzone hervor, ja die größeren dieser Schollen erscheinen als richtige Vakuolen mit homogenem, hellgefärbtem Inhalt und einer dunklen, membranartigen Randschicht.

Die Kerne sind exzentrisch gelagert und variieren ihrer Form nach ziemlich stark. Einmal finden sie sich als runde Formen, die gewöhnlich eine größere oder kleinere Einbuchtung zeigen (Fig. 13 schl) oder aber sie sind von ovaler bzw. nierenförmiger Gestalt (Fig. 11 schl); die meisten Kerne jedoch weisen die als zwei- oder dreizipflige bei anderen Tieren schon erwähnte Form auf, welche mit den vorigen durch alle Uebergänge verbunden ist. Der Chromatinreichtum dieser Kerne ist relativ hoch, in ihrer Zeichnung zeigen sie keinerlei regelmäßige Struktur.

Besonders interessant ist die Tatsache, daß wir diese Zellen auch in Mitose innerhalb des Epithels finden. Unsere hier abgebildete Figur 14 zeigt diese auf das allerdeutlichste. Solche Kerkteilungsfiguren sind immerhin ein seltener Befund, jedoch die Tatsache, daß sie vorhanden sind, ist nicht in Abrede zu stellen.

Bei den soeben beschriebenen Zellformen handelt es sich um einen Typus von Elementen, der sich genau in derselben Weise auch beim Hund und bei der Katze findet. Wir haben sie als „Schollenleukocyten“ bezeichnet. Auch bei der Maus sind es Elemente, die fast ausschließlich dem Epithel eigen sind, welche aber auch außerhalb desselben vorkommen können, wie unsere Fig. 13 schl zeigt.

Kaninchen.

a) Eosinophile Zellen.

Es ist auffallend, wie gering der Gehalt der Darmschleimhaut des Kaninchens an eosinophilen Leukocyten ist. Sie finden sich hie und da, am meisten noch im Dickdarm, zwischen den anderen lymphoiden Elementen zerstreut und weisen keine Besonderheiten in ihrer Struktur auf: es sind typische eosinophile Leukocyten mit groben acidophilen Granulationen und stark fragmentierten Kernen. Mononukleäre Formen haben wir hier nicht beobachtet.

b) Spezialleukocyten.

Die Spezialleukocyten sind ein relativ seltener Befund; über ihre Morphologie ist nichts besonderes zu bemerken; es sind typische

spezialgranulierte Leukocyten, mit sehr feinen Granulationen und stark fragmentierten Kernen.

c) Lymphocyten und Plasmazellen.

Auch diese beiden Zellelemente weisen beim Kaninchen keinerlei Abweichungen auf, die eine detaillierte Beschreibung rechtfertigten. Es wäre nur zu bemerken, daß der Magen sowohl im Fundus wie im Pylorus arm an diesen Zellen ist, in den anderen Teilen des Verdauungstractus sind sie zahlreich.

d) Russelsche Fuchsinkörperchen.

Fast ausschließlich in der Tunica propria der Darmschleimhaut findet man große Zellen von unregelmäßiger oft ovaler Gestalt, welche vor allem im Duodenum und dem übrigen Teil des Dünndarmes angetroffen werden. Sie liegen immer vereinzelt zwischen andern Wanderzellen, zu einer Herdbildung kommt es nie.

Was den Aufbau dieser Elemente betrifft, so erweist er sich im wesentlichen — bis auf eine gleich zu besprechende Ausnahme — mit demjenigen der Katze identisch, auf deren Darstellung wir verweisen.

Jene besondere Zellart ist in Fig. 15 rk dargestellt und zeigt ein schwach basophiles bzw. metachromatisches Protoplasma. Der letztere Bestandteil bildet die Hauptmasse und ist von kleinen, nach Giemsa-Färbung hellblauen Vakuolen durchsetzt und springt in Form von feinen Zacken in den schwach basophilen Anteil vor. Diese Zellart ist ziemlich häufig, sie läßt die verschiedenen Kombinationen zwischen den beiden Plasmakomponenten — der basophilen und der metachromatischen — erkennen.

Ueber die Kernform dieser wie der vorher erwähnten Zellen ist zu dem bei der Katze Gesagten nichts hinzuzufügen: meist sind es typische Lymphocytenkerne, die feine Chromatinfortsätze zwischen die einzelnen Vakuolen senden.

Wie bei der Katze, so stellen auch diese Zellen Russelkörper dar. In einem andern Zusammenhang werden wir über ihre Genese und funktionelle Bedeutung zu berichten haben.

e) „Schollenleukocyten“.

Auch beim Kaninchen finden sich ausschließlich zwischen den Epithelzellen eine Art von Elementen, welche man in großer Menge

vor allem im Dünndarm nachweisen kann. Die Zellen sind klein, von runder oder ovaler Gestalt und zeigen in einem spärlich entwickelten, stark basophilen Protoplasma typische Einlagerungen. Bald sind es kleine Kugeln (Fig. 16 schl₁), bald größere vakuolenähnliche Gebilde (Fig. 17 schl), welche in verschiedener Zahl in diesen Zellen zu konstatieren sind. Sehr reichlich sind sie in keiner Zelle vorhanden. Gewöhnlich finden wir 2—4 solcher Körner (Fig. 16 schl, schl₂), bei größeren Schollen enthält jede Zelle nur einen (Fig. 17 schl) oder zwei (Fig. 16 schl₃). Ihre Größe variiert zwischen dem Volumen eines Granulums eines eosinophilen Leukocyten und ungefähr dem Umfang eines roten Blutkörperchens. Unter sich sind die einzelnen Körner in jeder Zelle so ziemlich einander gleich. Ihrer Gestalt nach sind sie kugelförmig, sie zeigen jedoch oft ganz geringe Abweichungen. Was ihr färberisches Verhalten betrifft, so sind sie deutlich acidophil, färben sich also mit Giemsa-Lösung ziemlich stark rot. Die größeren dieser Schollen lassen eine Differenzierung in eine helle Zentralscheibe und einen dunkleren Randring erkennen.

Die Kernformen zeigen oft den Typus von Lymphocytenkernen (Fig. 16 schl_{1, 2}), d. h. es sind runde chromatinreiche, mit dicken Chromatinbrocken versehene Kerne, oft erscheinen sie auch in die Länge gezogen als mehr oder weniger ausgeprägte Wursterkerne (Fig. 16 schl₃). Wie Fig. 17 erkennen läßt, sind auch runde Kerne mit einer tiefen Einbuchtung vorhanden, in welche sich dann die Schollen genau hineinschmiegen.

Ihrer Lokalisation und ihrem Gesamthabitus nach sind diese Zellen im Darne des Kaninchens in dieselbe Kategorie wie die schon beschriebenen Schollenleukocyten beim Hund und der Katze einzureihen, wenn sie auch im einzelnen sehr große Unterschiede diesen gegenüber aufweisen. Vor allem ist es die relative Kleinheit der Zelle, ihr gering entwickeltes, aber dafür stark basophiles Protoplasma, das sie wesentlich anders erscheinen läßt als jene. Auch in der Zahl und Größe der Granula findet man bedeutende Abweichungen. Denn hier sind sie im Verhältnis zu den Schollen des Hundes und der Katze sehr klein zu nennen, und noch lange nicht in so großer Anzahl in einer Zelle vorhanden wie bei jenen. Ihre Farbenaffinität ist zwar die gleiche. Trotzdem dieser zum Teil abweichender Befunde glauben wir diese Elemente den Schollenleukocyten gleichsetzen zu können aus Gründen, die sich in der

Hauptsache auf ihre genetischen Beziehungen stützen, welche wir in einem anderen Zusammenhange besprechen werden.

Meerschweinchen.

a) Eosinophile Zellen.

Die eosinophilen Zellen in der Darmschleimhaut des Meerschweinchens sind in mehrfacher Hinsicht von besonderem Interesse. Sie finden sich ausschließlich in der Tunica propria der Darmschleimhaut lokalisiert, auffallend häufig sind sie an zwei Stellen des Verdauungstractus: im Gebiet der Cardia und im Dünndarm.

An der Cardia zeigt sich in der Region, welche wir schon bei der Besprechung des Befundes der Ratte ausführlich beschrieben haben, eine herdförmige große Ansammlung eosinophiler Zellen, welche mit ziemlich scharfer Grenze nach oben und unten abschneidet. Schon bei der Ratte haben wir hervorgehoben, daß diese Lokalisation aus vergleichend anatomischen Gründen, auf die wir später ausführlich eingehen werden, besonderes Interesse verdient.

Im Dünndarm ist die Verteilung der eosinophilen Zellen eine ganz andere. Wohl kommt es auch hier zur Bildung von kleineren Ansammlungen, die aber nie die Ausdehnung der Herde im Gebiet der Cardia erreichen, jedoch die meisten dieser Elemente liegen zerstreut zwischen den anderen Zellen.

Die Elemente sind groß, von langgestreckter amöboider (Fig. 20 el) runder (Fig. 19 emy₂) oder ovaler (Fig. 20 emy₁) Gestalt. Das Protoplasma ist reichlich entwickelt und zeigt in einzelnen dieser Zellen mehr oder weniger stark basophilen Färbungscharakter (Fig. 18 emy₁, 19 emy₂). Die Zahl der acidophilen Granulationen, die es aufweist, ist eine verschiedene: neben Zellen, die nur ein Granulum enthalten (Fig. 20 emy₁), trifft man solche mit mehreren (Fig. 18 emy_{1, 2}; 19 emy₁), dann andere, in denen die Einlagerungen einen um den Kern gelegenen geschlossenen Ring bilden (Fig. 19 emy₂), endlich solche, welche ganz von acidophilen Granulationen erfüllt sind (Fig. 20 el).

Interessant ist die Gestalt dieser Granula. Es sind nicht die sphärischen Körnchen, wie wir sie sonst zu finden gewohnt sind, sondern sie erscheinen in Form von sehr schlanken, feinen Stäbchen und erinnern an Bazillen.

Die Kerne dieser Zellen weisen sehr verschiedene Formen auf. Auf der einen Seite zeigen sie die typische Organisation des Kerns der kleinen Lymphocyten, d. h. Radstruktur in einer mehr oder weniger charakteristischen Ausbildung. Weit häufiger sind jedoch Zellformen, deren Kerne vor allem größere sind und in ihrem Chromatingehalt von letzteren stark abweichen. Solche Formen sind rund (Fig. 19 emy₂), regelmäßig konturiert und füllen den größeren Teil des Zelleibes aus. Andere Kerne wieder haben eine ovale Gestalt (Fig. 19 emy₁) oder erscheinen infolge einer größeren oder kleineren Einbuchtung nierenförmig (Fig. 18 emy₁). Die Grundsubstanz dieser Kerne färbt sich wenig mit Kernfarbstoffen, erscheint daher sehr hell; dagegen weisen sie einen beträchtlichen Reichtum an Chromatinschollen und Fäden auf, welche sich in unregelmäßiger Weise innerhalb des Kernes verteilen. Oft enthalten sie einen deutlich ausgebildeten Nukleolus (Fig. 20 emy₁).

Alle diese Zellen mit kompakten kugeligen ovalen oder nierenförmigen Kernen leiten über zu Zellen mit gelappten Kernen. In diesem Falle sind die beiden meist gleich großen Fragmente durch einen dünnen Chromatinfaden verbunden, so daß der Kern typische Zwertsackform erhält. Auch Zellen mit 2 getrennten Kernfragmenten sind nicht selten (Fig. 18 el).

Nicht so häufig wie diese Zellen trifft man solche Formen, deren Kerne sich in mitotischer Teilung befinden. Solche typische Mitosen liegen meist inmitten einer Anzahl großer Lymphocyten. Wie unsere Fig. 18 m erkennen läßt, erfolgt die Kernteilung in einer Zelle, deren Plasma nur zum Teil von Granulationen angefüllt ist. Tatsächlich gehören alle Karyokinesen, die wir in diesem Zelltypus gefunden haben, ausschließlich solchen Elementen an.

Eine Identifizierung dieser Zellen ist insofern schwierig, als ihre Granula eine besondere Form aufweisen, die nicht mit derjenigen übereinstimmt, welche die oxyphilen Einlagerungen gewöhnlich darbieten. Wie wir weiter oben hervorgehoben haben, sind sie nicht kugelig, sondern besitzen ausschließlich die Form feiner Stäbchen, eine Besonderheit, auf deren Bedeutung wir noch zurückkommen werden. Nichtsdestoweniger können wir nach einem Vergleich der gelapptkernigen Elemente in der Darmmucosa und derjenigen an anderen Stellen im Körper, im Blut oder in der Milz den Identitätsbeweis beider Zelltypen erbringen, denn erstens stimmen die

Kernformen genau überein und zweitens scheinen auch die Granula — für die Milz gilt dies unzweifelhaft — dieselben Formverhältnisse aufzuweisen.

Sodann gelingt es ohne Schwierigkeit, die Zugehörigkeit der Zellformen, wie Fig. 19 emy₂, in die Kategorie der kompakt-kernigen Elemente festzustellen. Denn wenn man zum Vergleich irgend ein lymphoides Organ, die Milz z. B., heranzieht, so besteht auch zwischen unseren Elementen im Darm und den typischen Myelocyten kein Unterschied. Schwieriger ist es schon, in der Milz analoge Formen wie unsere weniger granulierten Zellen (Fig. 18 emy₁, 19 emy₁) nachzuweisen; die Tatsache jedoch, daß man alle Uebergänge zwischen wenig und vollständig granulierten Individuen trifft, weist auf ihre Zusammengehörigkeit hin. Die prinzipielle Bedeutung dieses Befundes wird uns später noch ausführlich zu beschäftigen haben.

b) Spezialleukocyten.

Neben den eosinophilen Zellen trifft man noch vereinzelt Elemente, welche sich in ihrer Kernform wie ihren Granulationen wesentlich von diesen unterscheiden. Ihre Kerne zeigen eine viel intensivere Lappung resp. eine größere Zahl von Fragmenten als diejenigen der eosinophilen. Ihre Granula sind viel kleiner und feiner; außerdem haben sie Kugelform; weniger leicht ist ein Unterschied in ihrer Färbbarkeit zu konstatieren. Denn sie tingieren sich wie die Granula der eosinophilen Zellen dunkelrot nach Giemsa-Färbung.

c) Lymphocyten und Plasmazellen.

Im allgemeinen sind die Befunde von Lymphocyten und Plasmazellen dieselben, wie wir sie bei anderen Tieren schon beschrieben haben. In geringem Grade abweichend ist das Verhalten der lymphocytären Elemente. Denn erstens sind die Zellen, die man als „große Lymphocyten“ bezeichnet, beim Meerschweinchen viel größer wie bei den vorher besprochenen Tieren und zweitens kommen sie bei ihm viel häufiger vor als bei diesen. Sie sind nicht auf die follikel-ähnlichen Ansammlungen von lymphoiden Elementen beschränkt, wie wir sie sonst zu finden gewohnt sind, sondern man beobachtet sie mitten im Bindegewebe, wo sie sich gemischt mit allen anderen Wanderzellen finden (vgl. Fig. 18 und 20).

Sodann bestätigen wir beim Meerschweinchen das Vorkommen von Zellen, welche Sansonow (1908) als „Makrophagen“ bezeichnet hat. Es sind dies Zellen, die häufig im Bindegewebe zu sehen sind, in ihrer Morphologie genau übereinstimmen mit den großen Lymphocyten und nur einen von diesen abweichenden Befund erkennen lassen. Es ist dies das Auftreten von vereinzelten oder mehreren Vakuolen in einer Zelle, welche sich durch ihre ganz helle Färbung von dem übrigen, ziemlich stark basophilen Protoplasma scharf abheben.

d) Russelsche Körperchen.

Die als Russelsche Körperchen bei anderen Tieren schon beschriebenen Zellen finden sich auch beim Meerschweinchen in nicht geringer Anzahl. In ihrer Morphologie zeigen sie keine Besonderheiten. Es sind umfangreiche Zellen, deren Plasma von mehr oder weniger großen Kugeln erfüllt ist (Fig. 20 rk), welche deutlich eine acidophile Farbenreaktion zeigen. Die Kerne dieser Zellen sind immer exzentrisch gelagert, oft weisen sie eine Andeutung von Radstruktur auf (Fig. 20 rk). In extremen Fällen sind die Kerne derart an die Peripherie der Zellen gedrängt, daß ihre Struktur nicht deutlich zu erkennen ist.

f) Makrophagen.

Wir bestätigen den schon häufig beobachteten Befund von Makrophagen beim Meerschweinchen, d. h. großen unregelmäßig geformten Zellen, deren Zelleib dicht erfüllt ist von Schollen, die in ihrer Größe sehr ungleich sind und sich nach Giemsa-Färbung graugrün oder grün tingieren. In ihrem morphologischen Verhalten weisen sie von den als „Schollenleukocyten“ bei andern Tieren beschriebenen Elementen erhebliche Unterschiede auf. Die Hauptabweichung besteht darin, daß ihre Einlagerungen nicht die scharf umschriebene und regelmäßige Form besitzen wie bei den „Schollenleukocyten“ und daß sie von diesen in ihrer Farbenaffinität gänzlich verschieden sind. Auf ihre Besprechung gehen wir nicht weiter ein.

Schwein.

a) Eosinophile Zellen.

Wir finden sehr häufig in allen Schnitten durch die Schleimhaut, besonders reichlich im Blinddarm, Zellen, deren Protoplasma ganz dicht mit eosinophilen Granulationen erfüllt ist. Die meisten derselben sind zwischen den Elementen die Tunica propria zu beobachten; sie liegen hier vereinzelt inmitten der anderen. Auch in den Solitärknötchen, an denen der Schweinedarm ziemlich reich ist, sind sie sehr oft festzustellen. Endlich sind sie im Epithel in allen Teilen des Darmtractus vorhanden, wo sie die Drüsenzellen des Magens sowohl wie die Epithelien der Schleimhaut reichlich durchsetzen. Größere Herde von eosinophilen Zellen haben wir nie beobachtet, sie finden sich immer nur untermischt mit den anderen Elementen der Darmschleimhaut.

Die Zellen sind groß, von runder oder ovaler Gestalt; sie lassen oft pseudopodienartige Fortsätze erkennen. Das ganze Protoplasma, welches an sich keine Besonderheiten aufweist, ist erfüllt von nach Hämalun-Eosin- oder Giemsa-Färbung roten, ziemlich groben Körnern. Ihre Gestalt ist immer sphärisch.

Besonderes Interesse beanspruchen die Kernformen der eosinophilen Zellen. Wir finden in sehr vielen derselben große, runde Kerne, die relativ wenig Chromatin enthalten. Sie färben sich demgemäß ziemlich hell. Gewöhnlich liegen sie in der Mitte der Zelle. Daneben trifft man noch die Kerne mit Nieren- oder Bohnenform und endlich die häufigste Art von Kernen, typische fragmentierte Formen.

Aus unserer obigen Darstellung geht hervor, daß wir hier typische eosinophile Leukocyten vor uns haben, die in allen Stadien ihrer Ausbildung in der Darmschleimhaut angetroffen werden. Denn die Elemente mit hellen, bläschenförmigen Kernen sind, wenn wir sie mit den entsprechenden Formen der lymphoiden Organe vergleichen, als kompaktkernige Elemente anzusehen. Die analogen Zellen der eosinophilen Leukocyten des Blutes stellen die Elemente dar, deren Kerne fragmentiert sind. Wie bei allen andern untersuchten Tieren, so sind auch beim Schwein alle Uebergänge zwischen den gelappt- und kompaktkernigen Formen festzustellen, d. h. Zellen, deren Kerne Nieren-, Zwerchsack- und Hantelform besitzen. Es läßt sich also auch bei diesem Tier die Entwicklung

von gelapptkernigen eosinophilen Leukocyten aus kompaktkernigen in der Darmschleimhaut konstatieren. Ueber die Herkunft der letzteren werden wir später im Zusammenhang berichten.

b) Lymphocyten und Plasmazellen.

Beide Zellformen zeigen beim Schweine in ihrer Morphologie keine Besonderheiten oder Abweichungen von den schon besprochenen Elementen bei anderen Tieren.

Auf eine Tatsache müssen wir jedoch aufmerksam machen. Der untere Teil des Oesophagus weist nämlich in seiner Substantia propria einen auffallenden Reichtum an lymphoiden Elementen auf. Diese bevölkern nicht nur die papillenartigen Fortsätze des Bindegewebes, sondern auch der untere Teil der Propria läßt kompakte Anhäufungen von großen und kleinen Lymphocyten, sogar in Form von Lymphknötchen erkennen.

c) Mastzellen.

Basophil gekörnte Elemente bilden in der Darmschleimhaut des Schweins einen sehr häufigen Befund, besonders im Coecum. Wie bei den anderen Tieren, so lassen sie auch hier 2 typische Ausbildungsformen erkennen, die durch alle Uebergänge miteinander verbunden sind. Erstens die Zellen, deren Kerne eine mehr oder weniger deutliche Radstruktur aufweisen und deren Plasma spärliche randständige, oft sehr feine Granulationen enthält. Sodann die grobkörnigen, ganz von basophilen Granulis erfüllten, typischen Mastzellen. Diese beiden Kategorien sind nun durch alle möglichen Uebergangsformen, sowohl was die Zahl der Granulationen wie die Struktur des Kernes anbetrifft, miteinander verbunden. Sie sind hauptsächlich in der Tunica propria der Mucosa lokalisiert, aber die ausgebildeten Elemente trifft man sehr häufig, oft in ziemlich großer Anzahl, innerhalb der Muscularis in lebhafter amöboider Bewegung begriffen.

Es sind auch beim Schwein alle Uebergänge zwischen wenig und vollständig granulierten Formen nachweisbar. Wir können daher annehmen, daß sich hier eine Entwicklung der fertigen Mastzellen aus den spärlich granulierten vollzieht.

d) Russelsche Körperchen.

Auch beim Schweine finden sich die nun schon öfters besprochenen Russelkörper, sogar auffallend häufig. Besonders viele haben wir im Anfangsteil des Magens beobachtet. Sie liegen ausschließlich im Bindegewebe der Mucosa ganz zerstreut zwischen allen anderen Zelltypen. Es ist bemerkenswert, daß man hier diese Körperchen an einem Orte findet, wo man sie bei den anderen Tieren nicht antrifft, nämlich inmitten der Solitärknötchen.

Morphologisch unterscheiden sich die Russelkörper nicht wesentlich von denjenigen anderer Tiere.

Ihre Kerne zeigen oft Andeutung von Radstruktur, immer aber, wenigstens soweit sie noch im Zentrum oder ganz wenig seitlich liegen, große Ähnlichkeit mit den kleinen Lymphocytenkernen. Bei den an die Zellperipherie verlagerten Kernen geht jede feinere Struktur verloren.

Die Kerne der kleinen Lymphocyten und diejenigen vieler Russelkörper weisen eine so genaue Uebereinstimmung auf, daß es naheliegt, zwischen beiden Zelltypen genetische Beziehungen anzunehmen. Eine direkte Entwicklung aus vakuolisierten Plasmazellen jedoch, wie sie sich bei den andern Tieren ergab, läßt sich auf Grund unserer Befunde nicht ohne weiteres annehmen. Denn der Schweinedarm ist relativ arm an Plasmazellen, deren basophiles Plasma sich z. T. in acidophiles umgewandelt hat. Die Bedeutung des Vorkommens der Russelkörper und ihre Entstehung aus Lymphocyten wird uns später noch zu beschäftigen haben.

e) Schollenleukocyten.

Hauptsächlich im Epithel der Darmschleimhaut findet man ziemlich häufig Zellen, die sich durch eine besondere Art von Granulationen auszeichnen.

Die Form und Größe dieser Elemente entspricht derjenigen der kleinen Lymphocyten. In einem schwach basophilen, oder kaum acidophilen Protoplasma sind kleine unregelmäßig gestaltete Tropfen eingelagert, die sich lebhaft mit Eosin tingieren. Ihre Zahl in einer Zelle schwankt zwischen zwei und fünf. Ihre Form ist kuglig, ihre Größe variiert zwischen einem eben sichtbaren roten Pünktchen und dem Granulum eines eosinophilen Leukocyten.

Der Kern ist gewöhnlich rund, enthält aber sehr oft ein oder zwei Einbiegungen, in welche die Körnchen eingelagert sind. In seiner Struktur entspricht er dem Kerne der kleinen Lymphocyten.

Diese Zellen gleichen in jeder Hinsicht, in ihrer Lokalisation wie ihrem morphologischen Verhalten den „Schollenleukocyten“, die wir schon beim Hund, der Katze, dem Kaninchen und der Maus dargestellt haben. Am meisten Aehnlichkeit besitzen sie mit dem Typus des Kaninchens. Auf ihre Bewertung kommen wir später noch zu sprechen.

Zusammenfassung.

Wie aus unserer Befundsbeschreibung hervorgeht, ist die Darmschleimhaut aller von uns untersuchter Tiere in verschiedenem Maße, aber doch reichlich mit Wanderzellen bevölkert, unter denen die ungranulierten Formen den Hauptanteil bilden. Vor allem sind es die kleinen und großen Lymphocyten, sowohl in typischer Ausbildung als auch in allen möglichen Zwischenformen, welche die verschiedenen Schichten der Mucosa mehr oder weniger reichlich durchsetzen. Daneben trifft man jedoch, oft in nicht geringer Anzahl, Plasmazellen — auch diese nicht immer als typisch entwickelte Formen, sondern in einer oder der andern Beziehung von diesen abweichend.

Gegen die ungranulierten Elemente stehen die granulierten Formen an Häufigkeit weit zurück. Unter ihnen sind die acidophilen Zellen in ihren verschiedenen Abarten am meisten vertreten. So findet man Zellformen, die zwar bei den verschiedenen Tieren mehr oder weniger große Variationen in bezug auf Kerne oder Granulationen erkennen lassen, die aber infolge gemeinsamer Eigenschaften als zusammengehörig zu betrachten sind. Es sind dies Elemente mit groben, unter sich gleich großen, kugligen oder stäbchenförmigen Granulationen, welche sich mit sauren Farbstoffen lebhaft tingieren. Ihre Kerne sind entweder als gelappt oder kompakt zu bezeichnen, daneben kommen alle Uebergänge in Gestalt von nieren-, bohnen- oder hantelförmigen Kernen vor. Diesen Typus von Zellen haben wir als kompakt- bzw. gelapptkernige eosinophile Leukocyten beschrieben (Fig. 1, 2, 3, emy 4 f, 8, 18, 19, 20).

Den nächsten Zelltypus, der ebenfalls acidophile Einlagerungen enthält, bilden die Russelschen Fuchsinkörper (Fig. 5, 15, 20) und

die Schollenleukocyten (Fig. 3, 4 a—e, 6, 7, 11, 13, 14, 16, 17). Von den eosinophilen Leukocyten unterscheiden sie sich wesentlich sowohl ihren Kernen wie ihren Einlagerungen nach. Die Kernformen der Schollenleukocyten, mehr noch der Russelkörper zeigen bei fast allen Individuen merkwürdige Einbuchtungen und Fortsätze in das Protoplasma, die sie sofort von denjenigen der kompaktkernigen eosinophilen Leukocyten zu unterscheiden gestatten, zumal eine Fragmentierung des Kernes nie nachweisbar ist. Viel variabler als die Kerne sind die Granula der Schollenleukocyten bei den verschiedenen Tieren. Gemeinsam haben sie jedoch eine erhebliche Acidophilie. Ihre Größe wie ihre Gestalt ist in der einzelnen Zelle wie auch bei jedem Tier verschieden, ebenso ihre Zahl, die gewöhnlich verhältnismäßig gering ist. Im Gegensatz dazu sind die Russelkörper ganz von acidophilen vakuolenartigen Gebilden erfüllt, so daß das Protoplasma einer Zelle nur aus Vakuolen zu bestehen scheint. Gemeinsam mit den Granulationen der Schollenleukocyten besitzen auch sie eine starke acidophile Affinität.

Weniger formenreich als die acidophilen sind die basophil gekörnten Wanderzellen. Auch bei den verschiedenen Tieren sind die Abweichungen der einzelnen Zelltypen sehr gering. Alle diese Elemente sind typische Mastzellen, mit stark basophilen, ziemlich groben Körnchen, welche das Protoplasma oft ganz, oft nur zum Teil erfüllen. Die Kernformen weisen nichts Besonderes auf; sehr oft besitzen sie Radstruktur.

Nur bei der Maus und der Ratte zeigt sich ein abweichendes Verhalten der Mastzellen (Fig. 9, 10, 11 mz, 12). Im Epithel erleiden sie nämlich eine Veränderung, infolge deren sich einzelne ihrer Granula mehr acidophil färben, an Größe zunehmen und z. T. miteinander verschmelzen.

Die Spezialgranulierten machen nur einen verschwindend kleinen Anteil der Wanderzellen in der Darmschleimhaut aus. Sie kommen als nur typische gelapptkernige Leukocyten vor.

Leydig'sches Organ.

Wir haben schon in der Befundbeschreibung betont, daß in der Cardia der Ratte und des Meerschweinchens sich eine merkwürdig reichliche Ansammlung von lymphoiden und hauptsächlich eosinophilen Elementen nachweisen läßt. Wie wir dort ausführlich

dargestellt haben, trifft man die eosinophil-granulierten Zellen sowohl als kompaktkernige wie auch als gelapptkernige Formen. Eine solche starke und scharf umschriebene Anhäufung dieser Zellen an jener Stelle bedarf der Erklärung. Sie erinnert auffällig an das Organ, das von Leydig (1851/52) bei niedern Wirbeltieren zuerst beschrieben wurde, dann bei den Fischen von Edinger, Lorent, Prenant, Pilliet, bei den Vögeln von Klein, Renaut, Glinsky, Schreiner, Rubeli, bei den Sängern von Koelliker und Schaffer festgestellt wurde. Die Beobachtung, daß übrigens die meisten Zellen dieser Gegend acidophile Elemente sind, ist von Rubeli und Zietzschmann bei Säugetieren, von Drzewina und Petersen bei niederen Wirbeltieren gemacht worden.

Vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus betrachtet, liegt es nahe, Beziehungen zwischen diesem „Leydigschen Organ“ und jener Anhäufung vornehmlich acidophiler Elemente anzunehmen. Ein Bindeglied zwischen den Befunden Leydigs und unsern eigenen bilden die Untersuchungen von Drzewina, auf die wir später bei der Besprechung der Herkunft und der lokalen Entstehung der eosinophilen Zellen noch ausführlich zurückkommen werden; aus ihnen geht hervor, daß schon bei Selachiern und Ichtyopsiden ein erheblicher Teil der Zellen jenes Organs von acidophil-granulierten Elementen gebildet wird. Der endgültige Beweis, daß wirkliche genetische Beziehungen zwischen der Cardia-Lokalisation eosinophiler Zellen beim Säugetier und dem Leydigschen lymphoiden Organ bestehen, könnte allerdings erst an einem größeren Untersuchungsmaterial erbracht werden.

Kritische Besprechung.

L y m p h o c y t e n.

Es wurde schon weiter oben erwähnt, daß die lymphoiden Elemente quantitativ den hervorragendsten Bestandteil an Wanderzellen liefern. Wie aus unserer Literaturübersicht hervorgeht, sind sie schon oft beschrieben worden und werden in ihrer Bedeutung ziemlich einheitlich bewertet. Eine ausführliche kritische Darstellung erübrigt sich also; hier seien nur die wichtigsten Ergebnisse unserer Befunde hervorgehoben.

Die große Mehrzahl der lymphoiden Elemente besteht aus „kleinen Lymphocyten“, d. h. runden Zellen mit einem schmalen, schwach basophilen Plasmasaum und einem relativ großen, chromatinreichen runden Kern, der oft Radstruktur erkennen läßt. Man findet diese Elemente entweder diffus verteilt oder zu umschriebenen Massen vereint. In letzterem Falle bilden sie den Hauptbestandteil der Solitärknötchen, resp. gehäuften Knötchen. Außerdem gehören alle lymphoiden Zellformen, die man in den Partien zwischen den Epithelzellen findet, zum Typus der „kleinen Lymphocyten“.

Ihnen gegenüber treten die „großen Lymphocyten“ quantitativ sehr zurück und sind in ihrem Vorkommen fast nur auf die Knötchen, bzw. knötchenähnlichen Ansammlungen von Zellen beschränkt. Die Mitosen, welche die Keimzentren der Solitärknötchen aufweisen, gehören der Größe der Zelle nach zu dem Typus der großen Lymphocyten.

Eine Ausnahme von dieser Lokalisation der großen Lymphocyten in der Solitärknötchen bildet eines der von uns untersuchten Tiere, das Meerschweinchen. Es ist auffallend, wie viele große — typische — Formen man hier in der Tunica propria, weniger in den interepithelialen Partien findet, während man bei andern Tieren fast ausschließlich kleine Lymphocyten anzutreffen gewohnt ist. Viele dieser Zellen zeigen ein von der Norm abweichendes Verhalten ihres Protoplasmas. Dieses erscheint nicht homogen, sondern mit kleinen, mehr oder weniger zahlreichen Hohlräumen angefüllt. Es sind dies Typen, die Sansonow bei diesem Tier als Makrophagen beschrieben hat.

Weniger häufig als die lymphoiden Elemente, aber doch sehr reichlich anzutreffen sind die Plasmazellen. Zu denselben zählen wir nicht nur die klassischen Formen, den sog. Marschalköschschen Typus, sondern nach Weidenreich (1909) auch alle diejenigen Zellen, welche ihrer Kernmorphologie nach sich den lymphoiden Elementen nähern, wegen ihrer besonderen Plasmabeschaffenheit jedoch den Plasmazellen zuzurechnen sind.

Die Tatsache, daß die Plasmazellen aus den kleinen Lymphocyten durch Vermehrung und Umwandlung des Protoplasmas hervorgehen, ist allgemein anerkannt und findet auch an unserm Material ihre Bestätigung. Von besonderer Wichtigkeit für unsere

Betrachtungen ist jedoch die Frage nach den Umwandlungsprodukten der Plasmazellen, welche man im Darme antrifft.

In erster Linie sind hier die vakuolisierten Plasmazellen zu nennen, Zellen, die in der Darmmucosa in großer Zahl vorkommen. Die Abweichung, die ihre Trennung von den typischen Plasmazellen rechtfertigt, besteht in einem modifizierten Protoplasma, das durch das Auftreten krümeliger, heller, nicht scharf konturierter und mehr oder weniger acidophil tingierbarer Gebilde charakterisiert ist.

Diese Zellen bilden die Uebergangsformen zu den sog. Russelschen Fuchsinkörperchen, in welche sie sich umformen können und zwar auch im normalen Organismus. Auf die Frage nach der Funktion dieser merkwürdigen Gebilde und nach der Art ihres Vakuoleninhaltes können wir hier nicht näher eingehen. Es genügt die Feststellung, daß im normalen Darm Russelsche Körper oft in nicht geringer Anzahl vorkommen und daß sie hier an Ort und Stelle gebildet werden. Ihr Vorhandensein im normalen Organismus, ist für andere Organe schon von Downey (1911), Schaffer (1891), Dean, Lubarsch (1895), Niehus und Seifert konstatiert worden.

Häufig ist die Ansicht vertreten worden, die Russelkörper entstanden durch Phagocytose roter Blutkörperchen oder seien wenigstens Umwandlungsprodukte von solchen. So halten sie Schirren und Koch für durch Stase zusammengepreßte rote Blutkörperchen, A. Saltykow für hyalin veränderte Erythrocyten. Nach S. Saltykow, Touton, May seien die Zellen obturierende hyaline Kapillarthromben, nach Sternberg endlich Zellen mit aufgenommenen Erythrocyten, also Phagocyten. Diese Auffassungen vermögen wir auf Grund unserer Befunde nicht zu bestätigen. Daß im normalen Organismus diese Gebilde keine „hyalinen Thromben in den Kapillaren“ sein können, ist schon dadurch widerlegt, daß es uns nie gelang, die Russelkörper innerhalb der Gefäße zu beobachten. Ebenso wenig kann man bei einigermaßen guter Fixation diese Zellen mit zusammengepreßten roten Blutkörperchen verwechseln, die allerdings tinktoriell den Vakuolen der Fuchsinkörper sehr nahe stehen, sonst aber nichts mit ihnen gemein haben. Nicht nur sieht ein solches Erythrocytenkonglomerat ganz anders aus als ein Russelkörper, sondern auch der Kern, den diese Zellen nie vermissen lassen, hat nach seiner

ganzen Konfiguration mit dem einer Kapillarendothelzelle nichts gemein. Und wie erklärt sich außerdem das schon oft beschriebene Vorkommen solcher Russelkörper zwischen Epithelzellen? Bekanntlich besitzt das Epithel keine Blutgefäße und demgemäß auch keine Kapillaren. Unsere Präparate zeigen mit absoluter Deutlichkeit, daß die Einlagerungen sicherlich das Produkt einer inneren Plasmaveränderung darstellen und nicht von außen aufgenommene Gebilde sind.

Die acidophilen Leukocyten sind alle, wie wir in unserer Befundbeschreibung ausführlich dargelegt haben, durch das Vorhandensein von groben, in ihrer Form und Größe bei den einzelnen Tieren voneinander abweichenden Granulationen ausgezeichnet. Was die letzten betrifft, so zeigt die größten der Mensch (Fig. 1), etwas kleiner sind sie bei der Ratte (Fig. 8) und der Maus; ebenso beim Hund, der Katze, dem Kaninchen und dem Schwein. Diejenigen des Meerschweinchens nehmen, wie wir oben schon betont haben, eine besondere Stellung ein, weil sie hinsichtlich ihrer Form nicht mit den oben erwähnten übereinstimmen. Für alle untersuchten Tiere gilt nämlich — das geht aus unserer Befundbeschreibung und unseren Figuren deutlich hervor — dasselbe, daß die Granula der acidophilen Zellen runde oder besser gesagt kugelige Form besitzen; nur das Meerschweinchen bildet ein anderes Bild, insofern als es stäbchenförmige Körnchen (Fig. 18, 19, 20) in seinen eosinophilen Elementen aufweist. Dieser Tatsache wurde bis jetzt in der Literatur verhältnismäßig wenig Beachtung geschenkt, nach Müller (1892) kommt diese Stäbchenform beim Meerschweinchen gelegentlich vor, Maximow (1906) erwähnt sie ebenfalls.

Was uns aber trotz dieses abweichenden Verhaltens der Granula der Meerschweinchenleukocyten veranlaßt, alle diese grobgranulierten Zellen als homologe Leukocyten zu betrachten, sind die morphologischen Merkmale des Kerns, die alle im wesentlichen sich auf den Typus Mensch zurückführen lassen. Dies gilt ganz besonders für die gelappten Kernformen. Wie für den Menschen der zwerchsackförmige, selten dreigelappte oder fragmentierte Kern charakteristisch ist (Fig. 1 el), so zeigen auch der Hund (Fig. 3 el) und die übrigen untersuchten Tiere genau die gleichen Kernverhältnisse mit Ausnahme der Ratte und Maus, deren Leukocyten

ringförmige Kerne aufweisen, ohne daß eine Lappung oder entsprechende Einschnürung auftritt.

Diesen gegenüber sind die kompakten Kernformen morphologisch alle nach einem einheitlichen Typus aufgebaut. Sie alle, beim Menschen (Fig. 1 emy_{1, 2, 3}) sowohl wie beim Hund (Fig. 2 emy_{1, 2}, Fig. 4 f.) und der Ratte (Fig. 8 emy_{1, 2, 3}) und allen andern von uns untersuchten Tieren, weisen denselben großen, hellen, bläschenförmigen Kern auf.

Das Vorkommen dieser kompaktkernigen Formen hindert Ellenberger, sie für Leukocyten zu halten, „weil sie größer sind als diese, stärker glänzen, größere und umfangreichere Granula und nur einen und zwar bläschenförmigen Kern zeigen“. Warum der letztere Grund nicht gegen ihre Leukocytennatur spricht, brauchen wir hier nicht mehr weiter darzutun. Was die Größe der Zellen und den Umfang ihrer Granula betrifft, so konnten wir absolut keinen Unterschied zwischen den typischen Blutelementen und unsern Darmleukocyten feststellen — allerdings mit einer Ausnahme. Wir haben schon erwähnt, daß der Meerschweinchendarm acidophil granulierten Zellen enthält, die ihrem ganzen Habitus nach mit Bestimmtheit als leukocytäre Formen anzusehen sind. Wenn man dieselben nun mit den Blutelementen vergleicht, so zeigt sich doch ein erheblicher Unterschied zwischen beiden Typen. Die stäbchenförmigen Granulationen sind in den Leukocyten des Blutes nicht mehr nachzuweisen, an ihre Stelle sind stark acidophile, grobe runde Körner getreten. Daß sich diese Zellen im Darm genau so verhalten wie in typischen leukopoietischen Organen, ergibt sich aus dem Studium von Schnitten der Milz und des Knochenmarks, denn auch hier sind die Granula der kompaktkernigen und der gelapptkernigen Leukocyten ausschließlich stäbchenförmig. Ob hier eine Umformung beim Eintritt in die Zirkulation stattfindet, ist schwer zu sagen, wäre aber durchaus denkbar.

Unsere Befunde sichern die Tatsache, daß weitaus die große Mehrheit der acidophilen gelapptkernigen Leukocyten im Darmselbst durch Kernumformung aus den kompaktkernigen hervorgeht, wenn auch nicht bestritten werden soll, daß jene Zellen auch aus den Blutgefäßen einwandern können. Aber das Vorhandensein von Mononukleären, die oft über die Hälfte, ja manchmal alle Eosinophilen in der Darmschleimhaut ausmachen, die sogar —

beim Hund und der Ratte — das ganze Gesichtsfeld erfüllen können, spricht doch dafür, daß die lokale Bildung die Hauptrolle spielt, und daß nicht, wie de Waele meint, diese Zellen ausschließlich aus dem Blute eingeschwemmt sein müssen, wo sie sich überhaupt kaum finden.

Daß Beziehungen zwischen den Darm- und den Blutleukocyten bestehen, d. h. daß eine Auswanderung der im Darme gebildeten polymorphkernigen Elemente in die Blutbahn stattfinden kann und nicht, wie Fischer und Oehler annehmen, eine ausschließliche Auswanderung aus der Blutbahn in den Darm, werden wir bei der Besprechung des Schicksals dieser Zellen noch ausführlich erörtern. Hier sei nur darauf hingewiesen, um der Anschauung von Du Bois entgegenzutreten, nach welcher man in diesen Typen weder Blutelemente, noch Bindegewebszellen zu sehen hat, da sie mit ihrem runden bläschenförmigen Kern zu keinem der beiden Zelltypen gerechnet werden könnten, sondern eine „transitional form“ darstellten. Was zuerst ihre Beziehungen zu den Bindegewebszellen betrifft, so können wir feststellen, daß auch im Bindegewebe, wie vielfach, von Maximow z. B. nachgewiesen worden ist, sich kompaktkernige eosinophile Leukocyten auffinden lassen. Diese Elemente genau wie diejenigen im Darme erweisen ihre Zugehörigkeit zu den Leukocyten nicht nur durch ihre charakteristische Kernform und das Verhalten ihrer Granula, sondern vor allem durch die Fähigkeit, sich durch Kernumformung in typische Blutelemente zu verwandeln, eine Eigenschaft, die eben nur diesen Zellen zukommt. Wir können daher, im Gegensatz zu Kultschitzky, diesen Zellen keine besondere Stellung zwischen Blut- und Knochenmarksleukocyten zuerkennen, sondern identifizieren sie mit ihnen, wie wir schon mehrmals hervorgehoben haben.

Noch auf einen Befund haben wir an dieser Stelle hinzuweisen, den wir später noch in seiner Bedeutung würdigen werden, nämlich den Nachweis von Mitosen in diesen Zellen beim Meerschweinchen (Fig. 18 m). Damit ergänzen wir die gleichen Beobachtungen von Klippel et Pierre-Weil beim Menschen und Sananow bei der Ratte.

Ueber die Lokalisation der acidophil granulierten Zellen wurde in der Befundbeschreibung schon ausführlich berichtet. Zusammenfassend bemerken wir hier, daß bei einzelnen Tieren

(Ratte, Hund) das Epithel sich als sehr reich an solchen Elementen erweist, während bei den anderen Tieren die verschiedenen Teile der Tunica propria die Hauptansiedlungsstätte bilden.

Die acidophil-granulierten Zellen des Darmes, die wir im vorhergehenden besprochen haben, stellen also eine Gruppe von Elementen dar, welche nach ihrem Gesamtverhalten, der Größe und Struktur ihrer Kerne und der Art ihrer Granula gut zu charakterisieren und von andern Zelltypen wohl abgrenzbar ist, und die mit den entsprechenden Blut- resp. Knochenmarkselementen übereinstimmt.

Mastzellen.

Aus unserer Befundbeschreibung geht hervor, daß die Mastzellen in großer Zahl und in ganz verschiedenem Ausbildungszustande in der Darmschleimhaut der von uns untersuchten Tiere vorkommen. Was zunächst den letzteren anbelangt, so lassen sich zwei Typen von Mastzellen aufstellen, die allerdings durch zahlreiche Uebergänge miteinander verbunden sind. Einmal trifft man in der Tunica propria, seltener im Epithel, voll entwickelte Mastzellen, d. h. langgestreckte Elemente, die in einem reichlich vorhandenen Protoplasma eine große Anzahl von basophilen, unter sich gleich großen Körnchen erkennen lassen. Bei solchen Zellen ist gewöhnlich die Kontur des Kerns eben noch zu erkennen, seine Struktur wird aber durch die Masse der Granula meist verdeckt. Auf der anderen Seite findet man Zellen, die ihrer Kernform nach zu den kleinen Lymphocyten zu rechnen sind, da sie in den meisten Fällen Radstruktur zeigen. Das Protoplasma enthält jedoch an seinem Rande mehr oder weniger feine basophile oder schwach metachromatische Granula. Uebergänge in bezug auf die Anzahl der Granulationen und die Größe der Zelle sind überall nachweisbar.

Es ergibt sich also, daß diese Zellen sowohl der Morphologie ihrer Einzeltypen nach wie auch in bezug auf ihre Fähigkeit, sich aus wenig granulierten Formen zu differenzieren, typische Mastzellen vom histiogenen Typus darstellen, wie man sie auch sonst noch im Körper, vor allem im Bindegewebe nachweisen kann. Sie mit Sansonow als spezifische Zellart aufzufassen, liegt kein Grund vor. Daß es sich auch beim Kaninchen um solche histiogenen Formen und nicht um hämatogene handelt, möchten wir Maximow gegenüber feststellen. Denn die Zellen, die wir allerdings nur spärlich fanden, weisen keinerlei Merkmale auf, auf Grund deren

sie zu den hämatogenen Mastzellen zu rechnen wären. Es ist besonders der Kern, der die bei diesen charakteristische Fragmentierung vermissen läßt.

Während nun diese Mastzellen bei allen von uns untersuchten Tieren keinerlei Abweichung irgendwelcher Art von den histiogenen Typen im übrigen Körper, besonders im Bindegewebe zeigten, lassen die Zellen, welche bei der Ratte und Maus zwischen den Epithelzellen des Darmes liegen, merkwürdige Veränderungen erkennen, ein Befund, der Maximow bestimmt, sie als eine besondere Mastzellenart unbekannter Herkunft und Natur zu betrachten.

Welches sind nun diese Veränderungen? In unserer Befundbeschreibung haben wir hervorgehoben, daß es sich um eine Umwandlung der Granulationen in Größe und Färbbarkeit handelt. Statt der relativ kleinen basophilen Körner erscheinen große dicke, tropfenförmige Kugeln (Fig. 9 mz_3), die auch noch einen deutlich acidophilen Farbenton annehmen. Sonst zeigen die Granulationen, was ihre Größe und Zahl anbetrifft, alle Uebergänge zu der Körnelung der bei diesen Tieren so zahlreich vorhandenen Bindegewebsmastzellen.

Bei der Bildung dieser atypischen Mastzellen sind also Größe und Färbbarkeit der Granula zu berücksichtigen. Während gerade bei Ratte und Maus die Mastzellengranula verhältnismäßig feine Gebilde darstellen (Fig. 9 $mz_1, 2$), treten in diesen Elementen vereinzelt größere Körner auf, die ungefähr das doppelte des Volumens der ursprünglichen Einlagerungen erreichen können. Aus diesen gehen, wie es scheint, durch ein Zusammenfließen, große tropfenförmige Gebilde hervor (Fig. 9 mz_3). Die vergrößerten Körner weisen außerdem insofern eine Aenderung in ihrer Färbung auf, als sie die tiefe Basophilie verloren haben; an deren Stelle tritt eine ziemlich helle Blaufärbung bei Giemsa-Färbung. Noch eklatanter ist diese Veränderung bei den großen tropfenförmigen Gebilden. Diese haben nicht nur ihre Basophilie ganz verloren, sondern zeigen statt dessen eine deutliche Acidophilie (Fig. 9 mz_3).

Dieses Zusammenfließen von Granulationen zu großen Gebilden bei gleichzeitiger Aenderung des Färbungscharakters ist offenbar der Ausdruck einer Veränderung der chemischen Zusammensetzung jener Protoplasmadifferenzierungen, die allerdings in ihrer Bedeutung nicht leicht zu erkennen ist, deren Wichtigkeit für die Bewertung dieser Zellen aber sich bei gleichzeitiger Betrachtung der Kerne ergibt.

Diese letzteren sind im allgemeinen genau so gebaut wie jeder Mastzellenkern, d. h. ihre Verwandtschaft zum kleinen Lymphocytenkern tritt in mehr oder weniger deutlicher Weise in den Vordergrund. Von besonderem Interesse ist dabei die Tatsache, daß mitotische Teilungsfiguren solcher Zellen bei der Maus wie bei der Ratte nicht selten angetroffen werden (Fig. 10 m, 12 m).

Dieses durchaus normale Verhalten der Kernformen ist wichtig; das Fehlen pyknotischer Erscheinungen im Zusammenhang mit dem Vorkommen von Mitosen gibt uns einen wesentlichen Anhalt für ihre Beurteilung. Denn einmal erhellt aus dem Vorhandensein zahlreicher Uebergangsformen zu den typischen Mastzellen, daß sie aus diesen durch eine Aenderung der Größe und der Färbbarkeit ihrer Granula hervorgehen. Sodann aber folgt aus dem Verhalten des Kerns, besonders aus dem Auftreten der Mitosen, daß diese Umwandlung der Granulationen nicht auf Rechnung degenerativer Prozesse innerhalb der Zelle zu setzen ist.

M a x i m o w hat diese atypischen Mastzellen bei der Ratte als eine Mastzellenart unbekannter Art und Herkunft bezeichnet. Für uns liegt den vorausgehenden Erörterungen zufolge kein Grund vor, diese Anschauung zu teilen.

Die fast ausschließliche Lokalisation dieses Zelltypus innerhalb des Darmepithels, das ausschließliche Vorkommen von Mitosen nur im Epithel weisen darauf hin, daß ein bestimmter Einfluß des Epithels vorhanden sein muß, auf Grund dessen jene Veränderungen zustandekommen. Welcher Art diese Beeinflussung ist, entzieht sich vorerst noch unserer Kenntnis. Doch wäre immerhin auch an die Möglichkeit zu denken, daß diese Zellen im Epithel aus eingewanderten Lymphocyten dadurch hervorgehen, daß sie irgendwelche resorbierten Nahrungsstoffe aufnehmen und in sich in Form von Granula ablagern. Die Mitose wäre dann der Ausdruck besonders günstiger Ernährungsverhältnisse. Die Zellen selbst würden dann vielleicht als korpuskuläre Transportmittel zu betrachten sein, die die aufgenommene Nahrung im Körper verbreiten. In diesem Falle ginge dann allerdings der Weg der Wanderung vom Epithel zum Bindegewebe bzw. in die Darmwand hinein und weiter in die Lymph- und Bluträume des Körpers und nicht umgekehrt. Die großen tropfenförmigen Granula müßten dann entsprechend gegenüber den kleineren als die primären aufgefaßt werden.

Spezialgranulierte Zellen.

Die spezialgranulierten Zellen sind gegenüber den andern granulierten und ungranulierten Wanderzellen im Darm relativ selten zu finden. Eine Erklärung dieser Tatsache ergibt sich aus der Betrachtung der Kernformen jener Elemente, die durchweg gelapptkernige Leukocyten darstellen, für deren Bildung in loco wir keine Anhaltspunkte fanden. Denn der Nachweis von kompakt-kernigen Formen oder Mitosen ist uns hier nicht gelungen.

Schollenleukocyten.

Unter dieser Bezeichnung haben wir eine bestimmte Art von Zellen dargestellt, welche man bei verschiedenen von uns untersuchten Tieren vorfindet und die sich durch gemeinsame charakteristische Merkmale auszeichnen.

Was zunächst diese Zellen beim Hund betrifft, so handelt es sich hierbei um große Elemente mit einem reichlich entwickelten, schwach acidophilen Protoplasma, in welches mehr oder weniger in ihrer Größe stark variable kugelförmige Gebilde eingelagert sind, die alle den gleichen dunkelroten, also nach Giemsa-Färbung acidophilen Farbton aufweisen (Fig. 4 a—f).

Die Katze zeigt im wesentlichen denselben Befund. Nur weichen hier die Einlagerungen in ihrem Volumen wenig in ihrer Färbung von denen des Hundes ab. Bei diesem Tier sind erheblichere Größendifferenzen der Gebilde innerhalb einer Zelle vorhanden (Fig. 7 schl₃), auch ist ihre Form gewöhnlich nicht kugelrund, sondern mehr oval (Fig. 6 schl₁, 2, 3).

Dieselbe Zellkategorie ist bei der Maus viel kleiner; ihre hier runden Granulationen besitzen eine regelmäßige Konfiguration (Fig. 11 schl) und sind unter sich fast gleich groß; ihrem Färbungscharakter nach sind sie ausgesprochen acidophil.

Ziemlich bedeutend ist die Abweichung, welche diese Elemente beim Kaninchen darbieten. Das Protoplasma dieser Zellen ist nicht reichlich ausgebildet, sondern umgibt den Kern in Form eines schmalen Saumes (Fig. 17 schl). Seine Färbung ist rein basophil (Fig. 16 schl₁, 2), seltener schwach acidophil (Fig. 16 schl₃). Die Einlagerungen sind spärlich ausgebildet (Fig. 17 schl, Fig. 16 schl₁, 2), deutlich sphärisch und stark acidophil. Unter sich sind sie gewöhnlich gleich groß.

Die entsprechenden Zellen im Darms des Schweins stimmen im wesentlichen mit denjenigen des Kaninchens überein, wie wir schon in der Befundbeschreibung bemerkt haben.

Aus dieser kurzen Charakteristik des Protoplasmas und der Einlagerungen dieser Zellen geht hervor, daß ihnen gewisse Merkmale gemeinsam sind, welche uns berechtigen — zusammen mit andern charakteristischen Eigenschaften —, sie in einer einheitlichen Gruppe unterzubringen. Das Protoplasma weist allerdings ebenso wie die Granulationen deutlich zwei Typen auf: Einmal ist es sehr reichlich vorhanden und schwach acidophil mit verhältnismäßig großen und zahlreichen Einlagerungen, so bei Hund, Katze und Maus; in anderen Fällen ist es, wie wir schon mehrfach hervorgehoben haben, schwach basophil und spärlich, auch sind die Körner hier viel kleiner und von runder Gestalt.

Die Kriterien, welche uns berechtigen, diese Zellen als eine einheitliche Gruppe von Elementen aufzufassen, sind hauptsächlich das Verhalten des Kerns und die typische Lokalisation dieser Formen. Denn, sind auch die Granula einer ziemlich weitgehenden Variation unterworfen, so zeigen die Kerne doch eine solche Identität in ihrem Aufbau, daß sie unter einem Gesichtspunkt zusammengefaßt werden können.

Die typische Kernform ist der Radkern, allerdings in mehr oder weniger charakteristischer Ausbildung (Fig. 3 schl., Fig. 17 schl.). Dieselbe Struktur kehrt bei allen Typen von Schollenleukocyten wieder: überall ist es der dunkle, chromatinreiche Kern, welcher, wie aus unserer Befundbeschreibung hervorgeht, Einbuchtungen und Fortsätze aufweisen kann, die jedoch an seiner Gesamtkonfiguration nichts ändern.

Die Lokalisation dieser Zellen erweist sich geradeso einheitlich wie ihre Kernformen. Denn konstant trifft man sie zwischen den Epithelzellen (Fig. 3, 6, 7, 11, 16, 17), höchst selten in der Tunica propria.

Wenn wir diese Gruppe von Elementen als „Schollenleukocyten“ bezeichnet haben, so deswegen, weil wir ihre unregelmäßigen Einlagerungen mit dem Namen „Schollen“ am besten zu charakterisieren glaubten.

Wenn man sich die Frage nach der Natur dieser merkwürdigen Zellformen vorlegt, könnte man zunächst geneigt sein, sie im Hinblick auf ihre typische Lokalisation in genetische Beziehung zu den

Epithel zu bringen. Daß dies nicht angängig ist, geht aus folgendem hervor: Erstens spricht schon die Zellform als solche gegen eine derartige Annahme, denn diese unterscheidet sich von den zylindrischen (prismatischen) Epithelzellen durch ihre runde oder ovale Gestalt ohne weiteres. Elemente, die zylindrisch oder wenigstens annähernd zylindrisch sind, haben wir nie beobachtet; ferner ist die Kontinuität des Epithels gerade an solchen Stellen, wo diese Formen liegen, unterbrochen; niemals sind sie mit den Epithelien im Zellverband, sondern drängen sie direkt auseinander, so daß sie schon aus diesem Grunde als ortsfremde imponieren (Fig. 3, 6, 11, 16).

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal ist die weit geringere Größe der Zelle im Verhältnis zu den Epithelien (Fig. 3). Ferner sind die fraglichen Elemente von den Epithelien sicher durch das Verhalten ihrer Kernformen zu unterscheiden. In unserer Befundbeschreibung haben wir die Kerne als reichlich chromatinhaltig, oft Radstruktur aufweisend, beschrieben (Fig. 4 a—f, Fig. 6 schl₁, 2, Fig. 11 schl, Fig. 16 schl₁, 2, 3). Auch in ihrer Konfiguration weichen sie von den umliegenden Epithelzellen ab, meistens sind sie kleiner als diese letzteren, die stets längs oval sind und viel spärlicheres und weniger regelmäßig verteiltes Chromatin aufweisen.

Daraus folgt, daß nichts für eine besondere morphologische Beziehung zwischen Epithelzellen und „Schollenleukocyten“ spricht.

Was das Verhalten der Granulationen angeht, so ist folgendes zu bemerken: Gesetzmäßigkeiten zwischen Kerngestalt einerseits und Zahl und Größe der Schollen andererseits haben wir nicht beobachten können. Vielmehr zeigen alle Zellen regellos viele oder wenig, große oder kleine Granula. Daß und wie diese im basophilen Protoplasma entstehen, ist am deutlichsten am Typus des Kaninchens nachzuweisen (Fig. 16). Da wir hier alle Uebergänge zwischen großen und kleinen Schollen feststellen können und auf der andern Seite im großen und ganzen in einer Zelle entweder mehrere kleine (Fig. 16 schl₁) oder wenig große (Fig. 16 schl₂, 3, Fig. 17 schl) nachweisbar sind, ist der Schluß berechtigt, daß durch Zusammenfließen mehrerer kleiner Gebilde schließlich die großen zustande kommen (Fig. 17 schl). Andererseits läßt sich auch die Möglichkeit nicht verneinen, daß umgekehrt aus den großen Schollen durch Zerfall die kleinen hervorgehen.

Die Schollenleukocyten vom Typus Hund (Fig. 3) lassen einen

so deutlichen Zusammenhang zwischen den zahlreichen kleinen Schollen und wenigen oder nur einem großen Schollen nicht so bestimmt erkennen. Aber immerhin ist ein solcher Bildungsmodus auch hier sehr wohl möglich (vgl. Fig. 4 b mit 4 d), wenn auch verschiedene Gründe dafür sprechen, daß die Vergrößerung der kleinen Granulationen noch auf eine andere Weise vor sich gehen kann. Es fällt nämlich auf, daß die Anzahl der Granulationen in einer Zelle ohne Rücksicht auf ihre Größe in den meisten Elementen sich ziemlich konstant bleibt. Es muß also noch eine Aufnahme von Substanz durch die Schollen stattfinden, welche ihre Vergrößerung zur Folge hat. Daß etwas derartiges beim Typus Hund sehr wohl möglich ist, ohne daß eine Aenderung im Färbungscharakter der Granulationen einzutreten brauchte, geht aus der Farbenaffinität des Plasmas selbst hervor. Denn dieses ist, wie wir schon mehrmals erwähnt haben, deutlich acidophil (Fig. 4 a—f).

Mit einer solchen Ausnahme würde noch ein anderer Punkt seine Erklärung finden, nämlich die Größenunterschiede der Schollenleukocyten vom Typus Hund und Typus Kaninchen. Wir brauchen hier nur auf unsere Befundbeschreibung und unsere Abbildungen zu verweisen, aus denen hervorgeht, wie verschieden das Volumen dieser beiden Typen ist.

Fragen wir uns nach der Natur dieser merkwürdigen Einlagerungen, so kann man in erster Linie an phagocytierte korpuskuläre Elemente denken. Daß wir es hier aber sicher nicht mit solchen zu tun haben, folgt aus der Tatsache, daß wir freie Schollen zwischen den Zellen nie feststellen konnten. Die einzige Art von Zellen, welche im Gewebe — normalerweise in den Blutgefäßen wenigstens — freiliegen und die hier in Betracht kommen könnten, sind die Erythrocyten. Aber gegen die Aufnahme solcher Elemente sprechen erstens das Fehlen freier Erythrocyten im Epithel und zweitens die Größe der Schollen, die oft viel beträchtlicher sind als ein Erythrocyt (Fig. 6 schl., Fig. 4 c, d). Gegen eine Phagocytose innerhalb der Blutgefäße selbst spricht das Fehlen der Schollenleukocyten in den Gefäßen.

Wie ist nun die Bildung der Schollen zu erklären? Im Hinblick auf die schon erörterten ähnlichen Befunde an den Mastzellen und auf die Veränderungen, die einzelne dieser Granulationen innerhalb des Epithels erleiden, müssen wir auch in der Bildung der Schollen einen Vorgang sehen, der sich innerhalb des Zellleibes abspielt.

Um die Frage zu beantworten, welchem Zelltypus die Schollenleukocyten angehören, sind in erster Linie die Kernbilder und Kernstrukturen zu beachten. Wir haben schon mehrfach auf die Radstruktur ihrer Kerne aufmerksam gemacht (Fig. 4 b, 6 schl₁, 16 schl₃, 17 schl). Gerade solche Formen sind in nicht geringer Anzahl vorhanden und weisen uns auf einen Zusammenhang der Schollenleukocyten mit den lymphocytären Zellformen, speziell den kleinen Lymphocyten. Ziehen wir ferner in Betracht, daß vor allem sehr deutlich beim Kaninchen das Protoplasma der Lymphocyten noch als schmaler basophiler Saum nachweisbar ist (Fig. 16 schl₁, Fig. 17 schl), so ergeben sich ohne weiteres genetische Beziehungen zwischen den rundkernigen Formen und den kleinen Lymphocyten; stimmen doch beide Zelltypen in der ganzen Art ihrer Ausbildung gerade beim Kaninchen überein, nur daß eben die Schollenleukocyten die charakteristischen Einlagerungen aufweisen.

Was nun die Beziehungen der runden kernigen Schollenleukocyten zu denjenigen Formen betrifft, deren Kerne wir als wurst- oder sichelförmig beschrieben haben, so ist die Analogie mit den granulierten Blutleukocyten auffallend. Denn bis zu einem gewissen Grade erleiden auch die Schollenleukocyten wie die kompaktkernigen Leukocyten bei der Bildung der gelapptkernigen eine Kernumformung.

Jedoch besteht insofern ein Unterschied, als bei den Leukocyten die Kernumformung eine Degenerations- oder Alterserscheinung ist, während hier mechanische Momente ausschlaggebend sind. Der Kern wird nämlich wie bei den Russelkörpern durch die Zahl oder das Volumen der Schollen mehr und mehr zur Seite gedrückt oder erhält wenigstens an einer Seite eine Einbuchtung (Fig. 17 schl) und nimmt schließlich die schon mehrmals oben beschriebene Form an.

Gegen die Auffassung, daß die erörterte Plasmaveränderung der Ausdruck einer Zelldegeneration sei, spricht vor allem die Tatsache, daß die Zellen imstande sind, sich durch Mitose zu vermehren, wie wir es bei der Maus nachgewiesen haben (Fig. 14 m). Irgendwelche Degenerationserscheinungen, wie abnorm schlechte oder starke Färbbarkeit des Kerns, pyknotische Verklumpungsbilder haben wir zudem nie nachweisen können.

Ueber die Bedeutung dieser merkwürdigen Zellformen können wir nicht viel sagen. Ihrem ganzen, eben im einzelnen besprochenen

Verhalten nach sind es Leukocyten, in deren Protoplasma aus Gründen, die wir nicht kennen, sich diese eigentümlichen Einlagerungen entwickeln. Wir fassen diese letzteren also als rein endoplasmatische Produkte auf, über deren späteres Schicksal wir nichts weiter anzugeben vermögen. Wir können nur sagen, daß sie im Protoplasma in Form von kleinen Granula entstehen, die dann zusammenfließen und eine oder zwei größere Schollen bilden (Typus Kaninchen) oder aber durch Aufnahme von Protoplasmasubstanz sich vergrößern (Typus Hund). Ob die Schollen schließlich ausgestoßen oder wieder zurückgebildet werden, darüber können wir keine Angaben machen. Jedenfalls ist auch hier an die bei den Mastzellen ausgesprochene Möglichkeit zu denken, daß die Zellen irgendwelche Stoffe aus dem Darminhalt aufnehmen bzw. verarbeiten und als Granulationen in sich aufspeichern. Ihr besonders häufiges Vorkommen im Epithel ließe sich mit einer solchen Annahme gut in Einklang bringen.

Soweit wir die Literatur überblicken, sind die Schollenleukocyten bisher kaum beobachtet oder gewürdigt worden. Wir finden nur bei Ferrata (1906) die Abbildung eines Schollenleukocyten beim Hunde.

Heidenhains rotkörnige Zellen.

In unserer Befundbeschreibung haben wir bei der Darstellung der eosinophil granulierten Zellen des Hundes darauf hingewiesen, daß sich im Darm dieses Tieres solche Elemente sehr zahlreich vorfinden; wir haben dort zwei Typen unterschieden: erstens die rund- oder ovalkernigen Zellen (Fig. 2 emy₁, ₂, Fig. 3 emy, Fig. 4 f) und zweitens deutlich gelapptkernige Formen (Fig. 3 el). Um diese Elemente zu identifizieren, ist es nötig, zunächst festzustellen, daß der erste Typus genau mit den mononukleären acidophilen Leukocyten des Hundes übereinstimmt, die man im Knochenmark und in der Milz sehr zahlreich konstatieren kann. Die zweite Zellart ergibt bei Vergleich mit typischen gelapptkernigen Eosinophilen des Blutes, daß zwischen beiden keinerlei Unterschiede bestehen. Endlich weist uns der Befund von Uebergangsformen, d. h. von Zellen mit Nieren- oder Bohnenkernen, darauf hin, daß im Darm genau wie im Knochenmark die eosinophilen gelapptkernigen aus den kompaktkernigen Leukocyten durch Kernumformung gebildet werden.

In dieser Beziehung stimmt das Verhältniß dieser Zellen im Hundedarm überein mit denjenigen bei allen andern untersuchten Tieren (siehe die Befundbeschreibung). Es bleibt aber in diesem Zusammenhang noch ein Punkt zu besprechen.

Wir haben nämlich in der Literaturübersicht schon erwähnt, daß von R. Heidenhain eine ausführliche Darstellung der Leukocyten im Darne des Hundes gegeben wurde. Dabei beschreibt er speziell eine Zellkategorie, die er als „rotkörnige Zellen“ bezeichnet.

Heidenhain definiert sie als Zellen „mit farblosem Protoplasma, in welches intensiv rot gefärbte Körnchen dichter oder zerstreuter eingelagert sind“ (Fig. 21 e, f der Abhandlung Heidenhains). Ueber die Natur der Granula äußert sich Heidenhain folgendermaßen (S. 80): „Was die Natur der roten Körnchen anlangt, so kann ich betreffs derselben nur wenig Bestimmtes aussagen. . . . Ob sie dieselben Gebilde sind, welche Ehrlich als eosinophile Granulationen bezeichnet hat, muß ich dahingestellt sein lassen. Als ich diesem genauesten Kenner der Leukocytengranulationen meine Präparate vorlegte, äußerte er sich gegen die Identität, aber mit der Beschränkung, daß er die Leukocyten von Hunden wenig untersucht habe. Jedenfalls ist es mir nicht gelungen, an in Sublimat und Alkohol erhärteten Schleimhäuten durch einfache Eosinfärbung ähnliche Präparate zu erhalten, wie durch Färbung mit der Ehrlich-Biondischen Flüssigkeit. Sind die Schnitte mit letzterer Lösung nur kurze Zeit behandelt worden, so färben sich die Körnchen durch das in der Flüssigkeit enthaltene Orange nur gelb; erst bei längerem Aufenthalte tritt die intensiv rote Farbe hervor.“ Sodann gibt Heidenhain an, daß sich die Körnchen dieser Zellen mit Osmiumsäure schwarz färben und in Aether, Xylol unlöslich sind.

Aus dieser Beschreibung ihrer Morphologie und des tinktoriellen Verhaltens der Granulationen geht hervor, daß Heidenhain eosinophile Leukocyten gesehen hat, mit denen sie auch in Wirklichkeit z. T. zu identifizieren sind. Allerdings stimmt dazu eine Angabe nicht ganz, nämlich, daß ihm die Eosinfärbung nicht gelang, während doch diese Elemente gerade für den Farbstoff eine große Affinität aufweisen. Einen Grund für dieses refraktäre Verhalten dem Eosin gegenüber anzugeben, ist schwer; vielleicht liegt es an der Fixation in Alkohol-Sublimat. Aber nichtsdestoweniger

können wir doch den größten Teil der Heidenhain'schen rot-körnigen Zellen mit eosinophilen Leukocyten identifizieren, wenn wir seine Abbildungen mit unseren Befunden vergleichen.

Denn Fig. 27, 28, 29 und vor allem Fig. 19 zeigen, verglichen mit unseren Fig. 2 und 3, daß die dargestellten Zelltypen in jeder Beziehung identisch sind. Anders verhält es sich mit Fig. 21 e, f, wie wir gleich sehen werden.

Es ist nicht nur die Morphologie dieser Zellformen, d. h. ihre Größe, die Zahl und Größe ihrer Granulationen, die Kernformen, die auch bei Heidenhain den mono- und polynukleären Typus aufweisen, die uns auf ihre Identität mit Leukocyten hinweist, sondern auch ihre Lokalisation ist so typisch, daß für uns ein Zweifel an ihrer Leukocytennatur nicht besteht. Genau wie wir in unserer Befundbeschreibung hervorgehoben haben und wie aus unsern Fig. 2 und 3 hervorgeht, ist nicht nur das Epithel, sondern auch die Tunica propria in allen ihren Teilen von diesen Zellen sehr stark bevölkert. Dasselbe gibt auch Heidenhain an und belegt es in seinen Abbildungen.

Nicht ganz klar ist mir die Identifizierung von Zellformen, wie sie die Fig. 21 Heidenhain's darstellt. Es erscheint nämlich bei Betrachtung der Zellreihe 21 a—f auffallend, daß in allen dargestellten Typen die Kernformen identisch sind. Nun sind aber Fig. 21 a, b, c, d sicher als kleine Lymphocyten zu betrachten, wie übrigens auch aus dem Text hervorgeht. Denn Heidenhain definiert sie als „Zellen mit einem sehr kleinen, fast farblosen Protoplasmaleibe“ bzw. „mit größerem, hell rosa gefärbten Protoplasma“. Wenn man in diesem Zusammenhange Fig. 21 e und f betrachtet, so gewinnt die Tatsache an Wahrscheinlichkeit, daß es sich in diesen Elementen um Mastzellen handelt, die ja auch in der Darmschleimhaut des Hundes nicht selten sind (siehe die Befundbeschreibung).

Wir sehen also, daß der Begriff der „rotkörnigen Zellen“ Heidenhain's unserer Auffassung nach kein einheitlicher ist. Den größten Anteil an diesen Zellformen stellen zwar die eosinophilen Leukocyten; aber eine gewisse Anzahl von solchen rotkörnigen Elementen dürften sicher Mastzellen sein.

Entstehung der granulierten Leukocyten aus ungranulierten.

Wir haben im vorhergehenden ausführlich dargelegt, wie die eosinophilen Leukocyten im Darne der untersuchten Tiere sich in loco herانبilden, d. h. wir haben den Nachweis erbracht, daß die polymorphkernigen Eosinophilen, welche man in der Mucosa häufig findet, ihre Entstehung aus kompaktkernigen Elementen nehmen, welche wir beim Menschen (Fig. 1), beim Hund (Fig. 2, 3, 4 f), der Ratte (Fig. 8) und dem Meerschweinchen (Fig. 18, 19, 20) nachweisen konnten. Analog der Entwicklung der eosinophilen Leukocyten im Knochenmark geht auch hier die Bildung dieser Zellen auf dem Wege der Kernumformung vor sich.

Es erhebt sich nun noch eine Frage: woher nämlich jene kompaktkernigen Elemente stammen, welche die Jugendform der typischen Leukocyten bilden. Eine Erklärung ist von vornherein auszuschließen, daß diese Elemente aus dem Knochenmark in die Blutbahn eingeschwemmt sein können. Denn bekanntlich kommen kompaktkernige Leukocyten unter normalen Umständen nicht in nennenswertem Umfang in die Blutzirkulation. Eine umgekehrte Umwandlung von typischen polymorphkernigen Elementen in „mononukleäre“ innerhalb der Darmmucosa anzunehmen, ist nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse unmöglich.

Es bleibt also nur die autochthone Entstehung, um das Vorhandensein der Kompaktkernigen in der Darmschleimhaut zu erklären. Diesen Beweis zu erbringen, fällt im Hinblick auf die analogen Verhältnisse im Knochenmark nicht schwer.

Wie in diesem Organ, so stützen wir auch hier den Nachweis der lokalen Entstehung der granulierten aus ungranulierten Elementen auf die Tatsache, daß die Kerne beider Zelltypen nicht nur eine weitgehende Ähnlichkeit, sondern meist eine vollkommene Uebereinstimmung in ihrer Morphologie aufweisen. Die Mutterzellen der granulierten Elemente, die „Myelocyten“, stellen Lymphocyten dar, und zwar große und kleine. Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus unsere Abbildung des menschlichen Darms, so ergibt sich sofort eine genaue Uebereinstimmung in den Kernformen von Fig. 1 emy₁ und 1 ly. Das gleiche gilt für den Hund (Fig. 2 emy₂ und ly), die Ratte (Fig. 8 emy₁, 3 und ly).

Wir können also im Hinblick auf die analogen Befunde im Knochenmark schließen, daß auch in der Darmschleimhaut eine autochthone, heteroplastische Entstehung der granulierten eosinophilen Leukocyten stattfindet, wie sie schon von verschiedenen Autoren, R. Heidenhain, Erdély, Stutz, Sansonow, Zietzschmann, Drzewina u. a. behauptet wurden.

Bei den bisher erwähnten Tieren mußten wir uns darauf beschränken, auf eine heteroplastische Bildung zu schließen auf Grund der Identität der Kernformen der granulierten kompaktkernigen mit denjenigen der umliegenden Lymphocyten und der Unmöglichkeit, daß auf hämatogenem Wege eine Einwanderung von Mononukleären stattfinden kann. Daß aber eine Umbildung von ungranulierten in granuliert Formen statthat, ist auch auf direktestem Wege erweisbar. Es ist uns gelungen, im Meerschweinchen ein Objekt zu finden, dessen Darmschleimhaut alle Stadien vom ungranulierten Lymphocyten bis zum vollständig granulierten Myelocyten nebeneinander aufweist. In Fig. 20 emy haben wir eine Zelle dargestellt, die vollständig dem Typus des großen Lymphocyten angehört, neben ihrem Kern aber ein einziges acidophiles Granulum oder besser gesagt Stäbchen zeigt. Denn daß das Meerschweinchen stäbchenförmige acidophile Granulationen innerhalb seiner leukopoietischen Organe besitzt, haben wir schon ausführlich besprochen. Fig. 19 emy₁ und Fig. 18 emy₁, emy₂ stellen Elemente dar, welche schon mehr solcher Granulationen aufweisen. So sind alle Uebergänge bis zum vollständig granulierten Myelocyten, Fig. 19 emy₂, zu treffen. Wir sehen also, daß das Meerschweinchen in bezug auf die Entstehung seiner eosinophilen Myelocyten alle Stadien der Umformung zeigt, daß man daher die heteroplastische Bildung Schritt für Schritt verfolgen kann.

Aber auch in bezug auf den homoplastischen Bildungsmodus läßt sich im Darmschleimhaut des Meerschweinchens der Nachweis erbringen, daß derselbe hier eine Rolle spielt. Dies zeigt das Vorhandensein von Mitosen eosinophiler Zellen (Fig. 18 m); und zwar vermehren sich, wie unsere Figur zeigt, auf diesem Wege nicht nur die bereits fertig entwickelten, sondern auch noch die in der Bildung begriffenen Myelocytenformen. Daß auch beim Menschen und bei der Ratte eine solche Vermehrung eosinophiler

Elemente auf mitotischem Wege stattfindet, ist durch Klippel et Pierre-Weil bzw. Sansonow bewiesen worden.

Wir haben weiterhin festgestellt, daß die Mastzellen einen konstanten Bestandteil der Darmschleimhaut darstellen. Weiter oben wurde schon darauf hingewiesen, daß wir auf Grund des Nachweises wenig und stark granulierter Formen und ihrer Kernverhältnisse, die wir ausführlich besprochen haben, eine Entstehung der typischen Mastzellen aus spärlich granulierten für gewiß halten. Es handelt sich hier nur noch darum, den Ursprung dieser Zellformen festzustellen, die an ihrer Peripherie wenig und kleine basophile Körner aufweisen. Auch hier hilft uns ein Vergleich der Kerne dieser Elemente mit denjenigen der umliegenden Lymphocyten, vor allem der kleinen Lymphocyten. Wenn auch in den meisten Fällen mit dem Auftreten der basophilen Granulationen der Kern metachromatisch wird, so gleicht er doch in seiner Morphologie demjenigen des Lymphocyten so genau, daß an einer Identität beider Kernformen nicht zu zweifeln ist, zumal der Mastzellenkern noch sehr oft Radstruktur aufweist. Wir sehen also, daß auch für die Mastzellen eine lokale Entstehung sicher ist, daß auch sie sich aus ungranulierten Elementen, den kleinen Lymphocyten, formen.

Daß also der kleine bzw. große Lymphocyt ubiquitären Charakter besitzt, wird durch unsere Untersuchungen deutlich nachgewiesen, und zwar wird gerade durch die Schwankung, welche beim einzelnen Tier in Beziehung auf Qualität und Quantität der Wanderzellen, der eosinophilen und basophilen Elemente besteht, der lokale Charakter dieser Zellproduktion bzw. Zellumwandlung klar. Durch einfache Immigration aus den Gefäßen lassen sich die Bilder nicht erklären. Einzig und allein kommt der autochthone Ursprung in Frage.

Aus unsern mitgeteilten Befunden geht hervor, daß die gesamte Darmschleimhaut Anteil an der Produktion von granulierten Elementen hat, wenn auch eine Partie mehr, die andere weniger an dieser Bildung beteiligt ist. Wir haben ausführlich dargelegt — und ein Blick auf unsere Figuren bestätigt dies —, daß besonders das Stromagewebe der Ort ist, wo diese Umbildung stattfindet. Bei einzelnen Tieren, dem Hunde und der Ratte, liefert allerdings auch der inter- und subglanduläre Teil der Schleimhaut eine erhebliche Menge. Außerdem aber findet man bei der Ratte und

dem Meerschweinchen noch eine typische Stelle, wo die Bildung eosinophiler Elemente in reichem Maße vor sich geht: die Cardia. Diese merkwürdige Lokalisation haben wir weiter oben schon ausführlich besprochen; hier sei nur erwähnt, daß sie eine Ergänzung zu den Untersuchungen von Drzewina bilden, welche an derselben Stelle bei niederen Wirbeltieren eine sehr lebhaft Umwandlung von granulierten Elementen aus ungranulierten, also aus dem heteroplastischen Bildungsmodus, feststellte.

Schicksal und Funktion der Zellelemente.

Was wird nun aus den Zellen, welche so reichlich in der Darmschleimhaut gebildet werden? Die Lymphocyten in ihrer verschiedenen Ausbildung werden teils durch die Lymphgefäße abgeführt, teils wandern sie durch das Epithel in das Lumen, wie die zahlreichen Emigrationsbilder beweisen. Ein gewisser Teil dieser Zellen wandelt sich in granulierten Elemente um. Was aus den Plasmazellen wird, ist schwer zu sagen. Daß sie wie die Lymphocyten ins Lumen wandern oder auf dem Lymphwege abtransportiert werden, dafür haben wir keine Belege gefunden. Eine Umbildung in granulierten Zellen, sog. Plasmamastzellen, wie sie Downey und wir dargestellt haben, konnten wir nicht beobachten. Das Wahrscheinlichste ist eine Abgabe von Plasmateilchen und damit eine Rückverwandlung in kleine Lymphocyten, wie sie Downey und Weidenreich in den Lymphdrüsen, wir in der Thymus feststellten.

Was die granulierten Elemente anbetrifft, so kommen für die eosinophilen Leukocyten verschiedene Wege in Betracht.

Erstens wird ein gewisser Teil von ihnen durch die Blut- und Lymphgefäße abgeführt. Der größte Teil aber scheint an Ort und Stelle zu verbleiben und dort zugrunde zu gehen. Jedoch auch eine Durchwanderung des Epithels ist nicht selten, wie unsere Befunde beweisen. Die ins Lumen eingewanderten Eosinophilen gelangen in den Darminhalt.

Die Mastzellen endlich wandern in der Tunica propria umher. Ein Teil von ihnen gerät auch in die tieferen Schichten des Darmrohres, in die Submucosa und Muscularis, wo man sie sehr häufig trifft. Eine Durchwanderung ins Lumen findet unseren Be-

funden nach nicht stätt, auch nicht bei der Ratte und Maus, wo man sie ziemlich häufig im Epithel findet, wo sie aber die schon geschilderten Veränderungen erleiden und dann wahrscheinlich wieder in die Tunica propria zurückwandern. Bestimmte Angaben können wir allerdings über diesen Punkt nicht machen.

Wenn wir nach einer Funktion aller dieser Zellen in der Darmschleimhaut fragen, so können wir über diesen Punkt sehr wenig sagen. Jedenfalls variieren sie in den einzelnen Darmabschnitten qualitativ und quantitativ beträchtlich. Man hat versucht, ihnen eine Beteiligung bei der Verdauung resp. Resorption der verschiedenen Nahrungsmittel zuzuweisen. Wir erinnern nur an die Arbeiten von Hofmeister, R. Heidenhain, Erdély, Sansonow u. a. Auf Grund unserer Untersuchungen können wir uns über eine solche aktive Beteiligung nicht aussprechen; nur soviel haben wir festgestellt, daß die Zahl der Wanderzellen, spez. der granulierten, im gefüllten Darme viel beträchtlicher ist als im leeren. Ob aber diese Tatsache für die Teilnahme der granulierten oder ungranulierten Elemente an den verschiedenartigen Resorptionsvorgängen spricht, müssen wir dahingestellt sein lassen.

Es genügt uns hier, festgestellt zu haben, daß die Darmschleimhaut im normalen Zustande reichlich verschiedenartige Leukocyten produziert. Diese Befunde sind für das Verständnis mancher pathologischer Prozesse von Bedeutung, wo diese Zellen stark vermehrt und sehr reichlich im Darminhalt, eventuell in den Fäzes, gefunden werden.

Es bleibt uns noch die Frage nach der Bedeutung unserer Untersuchungsergebnisse für das Leukocytenproblem im allgemeinen zu besprechen. Bekanntlich verlegt Ehrlich und seine Schule die Bildung der granulierten Leukocyten ausschließlich ins Knochenmark und trennt sie dadurch scharf von den lymphocytären Elementen, die in den Lymphdrüsen, Follikeln usw. ihren Ursprung finden sollen. Diese dualistische Auffassung von der Entstehung der weißen Blutzellen gestattet keinerlei Uebergang: es kann also nach Ehrlich-Naegeli-Schridde niemals ein Uebergang von ungranulierten in granulierten Elemente stattfinden, sondern die Bildung der letzteren geht immer von den sog. Myeloblasten aus, die scharf von den Jugendformen des andern Typus, den Lymphoblasten, zu trennen sind. Worin allerdings sich diese

beiden Zellformen voneinander unterscheiden sollen, ist schwer zu sagen; einzig und allein ihre Lokalisation im Knochenmark oder außerhalb desselben soll für ihre Natur maßgebend sein. Wo demgemäß irgendwo im Körper granulierten Leukocyten angetroffen werden, entstammen sie dem Knochenmark, wenn es „polynukleäre“ Elemente sind. Stellen sie aber „Mononukleäre“ dar, so müßte es sich um Formen handeln, die sich ihre Funktion noch aus der embryonalen Zeit erhalten hätten und nicht mehr als Normale gelten könnten.

Von diesem Standpunkte aus könnte man in bezug auf unsere vorliegenden Untersuchungsergebnisse einwenden, daß es sich vielleicht um jugendliche oder krankhafte Individuen gehandelt hat. Was den ersteren Punkt anbelangt, so können wir behaupten, nur ältere Individuen untersucht zu haben. Der menschliche Darm stammte, wie erwähnt, von einem 37 jährigen Hingerichteten, und auch die Tiere waren alle ausgewachsen. Was den zweiten Punkt anbelangt, so haben wir vom Menschen alle Organe, speziell die blutbildenden, untersucht und nirgends pathologische Veränderungen antreffen können. Das gleiche gilt auch von den untersuchten Tieren.

Wir konnten also feststellen, daß außerhalb des Knochenmarks in der Darmschleimhaut eine lokale Bildung von granulierten polymorphkernigen, speziell acidophilen, Leukocyten unter normalen Umständen erfolgt. Diese Entwicklung geht hier von typischen kompaktkernigen Elementen aus. Was die Herkunft der letzteren anbelangt, so entstammen sie bei den untersuchten Tieren mit Ausnahme des Meerschweinchens, dessen besondere Verhältnisse gleich zu besprechen sind, den Lymphocyten, meistens den großen Lymphocyten. Beim Menschen spielen aber auch die kleinen Lymphocyten als Mutterzellen eine gewisse Rolle, wie aus der Beobachtung der kleinen, dunkelkernigen Myelocyten hervorgeht.

Besonders günstig liegen die Verhältnisse beim Meerschweinchen, wo es leicht gelingt, den eosinophil granulierten „Myelocyten“ in allen seinen Entwicklungsstadien nachzuweisen und dadurch den direkten Beweis für eine heteroplastische lokale Entstehung der eosinophilen Leukocyten zu erbringen. Es läßt sich jedoch auch der Nachweis führen, daß speziell beim Meerschweinchen die homoplastische Bildung eine Rolle spielt, denn Mitosen von eosinophilen Zellen sind hier gar nicht selten.

Unsere Befunde bestätigen und ergänzen in allen Punkten die Untersuchungen, die wir an der Thymus angestellt haben (1913). Dort wie hier findet in erheblichem Maße eine Produktion granulierter Leukocyten statt, im Darm allerdings nur eine solche eosinophiler Elemente.

Damit wäre der Nachweis geliefert, daß, wie die Thymus, auch die Darmschleimhaut in die Zahl der Organe einzureichen ist, die sich an der Bildung eosinophiler Leukocyten beteiligt. Was das Maß dieser Produktion anbetrifft, so ist dasselbe sehr schwer festzustellen. Denn wie aus den Untersuchungen von Heidenhain, Erdély, Sansanow u. a. hervorgeht, ist der Reichtum der Darmschleimhaut an Wanderzellen und damit auch an granulierten Leukocyten ein überaus wechselnder und stark abhängig von dem Füllungs- resp. Verdauungszustand. Aber auf jeden Fall bildet eine gewisse Zahl solcher Zellen ganz unabhängig von der Art der Ernährung einen konstanten Bestandteil der Mucosa.

Beziehungen zwischen Mastzellen, Plasmazellen, Russelkörpern, Schollenleukocyten und Kurloffkörpern.

Wir haben oben gezeigt, daß aus den stark veränderten sog. „vakuolisierten“ Plasmazellen innerhalb der Tunica propria der Darmschleimhaut sich eine Zellart entwickelt, welche man als Russelkörper bezeichnet. Aus dem anfangs stark basophilen Plasma, das langsam einer Auflockerung und gleichzeitig einer Verminderung seiner Basophilie unterliegt, gehen zuletzt eine Reihe von Vakuolen hervor, die alle eine große Affinität zu sauren Farbstoffen erkennen lassen.

Während bei den Russelkörpern diese vakuolenartigen Gebilde aus stark basophiler Substanz nicht von vornherein schon scharf umschriebener Granulationen, sondern aus diffus verändertem Protoplasma hervorgehen, bieten die „atypischen Mastzellen“ bei der Ratte und Maus (Fig. 9 m₂, Fig. 10 m, Fig. 12) ein Objekt dar, bei dem diese Umbildung basophiler in acidophile Substanz direkt an die Granulationen gebunden ist.

Sodann haben wir festgestellt, daß sich innerhalb des Darmepithels aus den Lymphocyten durch Ausarbeitung von zuerst kleinen, allmählich größer werdenden Granulationen die „Schol-

den leukocyten“ entwickeln, die bei den von uns untersuchten Tieren — Hund, Katze, Schwein, Maus, Kaninchen — durchweg als charakteristisches Merkmal die starke Acidophilie ihrer Schollen aufweisen.

Endlich scheint es auf Grund der vorliegenden Untersuchungen möglich, gewisse Leukocyteneinschlüsse, für die uns bis jetzt eine Deutung fehlte und die ziemlich isoliert dastanden, wie die sog. Kurloffkörperchen, unserem Verständnis näher zu bringen. Diese zuerst von Kurloff beschriebenen Einschlüsse in den großen mononukleären Blutleukocyten des Meerschweinchens sind später besonders von Cesaris und Demel (1905/09) studiert und seither sehr verschieden beurteilt worden. Foà et Carbone, Ledingham, Patella (1907/08 b), Laffranchi sahen in ihnen Protozoen; Schilling meint abnorme Zelleinschlüsse oder phagocytierte Körper vor sich zu haben. Nach Ferrata (1906/07/08/09) sind sie identisch mit den Plasmosomen und acidophilen Granulationen, nach Pappenheim (1909/10) eine Abart der letzteren. Als Sekretvakuolen endlich werden sie von Burnett, Ehrlich-Kurloff, Ciaccio, Weidenreich (1909)* betrachtet.

Den Kurloffkörpern ähnliche Einschlüsse sind von Dantschakoff (1909) im Knochenmark des erwachsenen Huhns beschrieben worden; Löwenthal und Meinertz haben solche bei der Schleihe beobachtet.

Wie wir durch Untersuchungen der Meerschweinchenmilz feststellen konnten, sind die Zellen mit Kurloffschen Körperchen Gebilde, die den Schollenleukocyten morphologisch sehr nahe stehen: auch sie zeigen das vakuolisierte, stark acidophile Protoplasma und einen wandständigen, oft etwas eingedrückten Kern von Wanderzellentypus. Ob aber mit diesem gleichen morphologischen Verhalten auch eine funktionelle Identität verbunden ist, ist eine andere Frage, die sich vorläufig nicht ohne weiteres beantworten läßt.

Gemeinsam ist allen diesen Zelltypen, daß sie ein besonderes Bildungsprodukt zunächst ungranulierter Elemente sind, die dem Lymphocytentypus zugehören. Auf welche Weise sich die Plasmametamorphose in ihnen vollzieht, zeigen am deutlichsten die Mastzellen, denn hier gehen die Vakuolen aus präformierten, scharf umschriebenen Granulationen hervor, wobei mit der Vergrößerung der Granula eine Abnahme ihrer Basophilie und ein Umschlag

nach der acidophilen Farbquote eintritt. Weniger deutlich ist diese Entstehung bei den Russelkörpern, doch geht auch hier das distinkte acidophile Granulum aus einem stark basophilen, undeutlich abgegrenzten und allgemeinen granulärem Plasma hervor. Bei den Schollenleukocyten vermochten wir allerdings den Bildungsprozeß nicht zu verfolgen.

Wie dem auch sei, soviel steht fest, daß es sich bei allen diesen Elementen um eine endogene Plasmadifferenzierung handelt, als deren sichtbares Merkmal jene tropfen- oder vakuolenartige Gebilde auftreten, die eben durch ihre starke Acidophilie charakterisiert sind. Ein analoges Verhalten im Wechsel des Färbungscharakters zeigt sich bei der Entstehung des Hämoglobins in den roten Blutkörperchen. Auch hier geht aus einem sehr stark basophilen Plasma, das allmählich in seiner Basophilie abnimmt, eine Substanz hervor, die durch ihre Affinität zum Eosin besonders ausgezeichnet ist.

An allen diesen skizzierten Vorgängen nimmt der Kern anscheinend wenig sichtbaren Anteil. Die Struktur des Lymphocytenkernes bleibt mehr oder weniger deutlich erhalten bis auf die Fälle, wo er infolge der Raumverhältnisse in der Zelle so exzentrisch gelagert und gepreßt wird, daß seine strukturellen Verhältnisse sich verwischen. Wir haben schon ausgeführt, daß sich das ganze Verhalten des Kerns einzig und allein auf mechanische Ursachen zurückführen läßt, daß sich besonders bei den Schollenleukocyten die Kernform bis zu einem gewissen Stadium der Kernumformung der granulierten Leukocyten nähert, ohne daß es sich dabei aber um Kern- oder Zelldegenerationserscheinungen handelte.

Was diese ganze Metamorphose zu bedeuten hat, ist allerdings schwer zu sagen. Wir können uns auf Grund unserer morphologischen Befunde nur dahin äußern, daß sie einen durchaus normalen Vorgang darstellt, der bei einer Reihe von Tieren und jedesmal in charakteristischer Form beobachtet wird. Die Zelleinschlüsse als „Sekretvakuolen“ zu bezeichnen, entspräche nicht der korrekten Bedeutung dieses Ausdrucks. Sehr wahrscheinlich sind sie zwar das Produkt eines spezifischen endoplasmatischen chemischen Prozesses, ob sie aber nach außen abgegeben oder entleert werden, konnten wir nicht feststellen; möglich ist, daß die Einschlüsse beim Zerfall der Zellen im Darm oder im Epithel oder sonstwo im Gewebe frei werden, wie es für die neutrophilen Leukocyten und Granula zutrifft.

Wir begnügen uns, spezifische acidophile Einschlüsse in all diesen Zelltypen festgestellt zu haben, deren Bedeutung noch der Aufklärung bedarf.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Weidenreich danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine liebenswürdige Unterstützung bei ihrer Ausführung.

Die vorliegenden Untersuchungen waren kurz vor Ausbruch des Krieges abgeschlossen, ihre Veröffentlichung aber bis jetzt nicht möglich. Die Literatur ist daher nur bis Juli 1914 berücksichtigt.

Literaturverzeichnis.

- Arnstein, C., 1867 a. Ueber Becherzellen und ihre Beziehungen zur Fettresorption und Sekretion. Virch. Arch. Bd. 39, S. 527.
- Derselbe, 1867 b. Ueber die becherförmigen und wandernden Zellen des Darmes. Inaug.-Diss. Dorpat.
- Barbano, C., 1912. Die normale Involution der Thymus. Virch. Arch. Nr. 207, S. 1.
- Béguin, F., 1904. L'intestin pendant le jeûne et l'intestin pendant la digestion. Arch. d'Anat. microsc. T. 6, p. 385.
- Bergonzini, 1891. Ueber das Vorkommen von granulierten basoph. und acidoph. Zellen im Bindegewebe und über die Art, sie sichtbar zu machen. Anat. Anz. Bd. 6, S. 595.
- Du Bois, C. C., 1904. Granule cells in the mucosa of the pig's intestine. Anat. Anzeiger Bd. 25, S. 6.
- Bonnet, 1892. Ueber den feineren Bau der Magenschleimhaut des Menschen und einiger Haustiere. Mediz. Gesellsch. zu Gießen, Sitzg. v. 5. Juli 1892. Deutsche Mediz. Woch. Jahrg. 19, S. 430.
- Burnett, S. H., 1904. A study of the blood of normal guinea pigs. Journ. of medic. Research Vol. 11, p. 537.
- Cesaris Demel, 1905. Sulla particolare struttura d'alcuni grossi leucociti mononucleati della caria colorata fresco. Arch. p. Sc. med. Vol. 29, p. 288.
- Derselbe, 1909. Ueber die morphologische Struktur und die morphologischen und chromatischen Veränderungen der Leukocyten. Virch. Arch. Bd. 195, S. 1.
- Ciaccio, 1907. Ricerche sui mononucleati a corpo incluso della cavia. Anat. Anz. Bd. 30, S. 517.
- Cloetta, M., 1893. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Vogel-darmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.

- Councilman, 1898. Acute interstitial Nephritis. Journ. exp. med. Vol. III, p. 393.
- Czermack, N., 1893. Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Funktion der Lymphknötchen der Darmwand. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.
- Dantschakoff, W., 1909. Ueber die Entwicklung des Knochenmarks bei den Vögeln und über dessen Veränderungen bei Blutentziehungen und Ernährungsstörungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74, S. 855.
- Davidoff, M. v., 1886. Ueber das Epithel des Darmes und seine Beziehungen zum lymphoiden Gewebe. Sitzungsber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München II, S. 77—79.
- Derselbe, 1887. Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29, S. 495.
- Dean, Georg, 1891. Dr. Russels Characteristic Microorganism of Cancer. The Lancet 1891, April, p. 768.
- Dominici, 1901. Sur l'origine de la Plasmazelle. C. R. de l'Assoc. des Anat. 3. sess. Lyon, p. 119.
- Downey, H., 1911. The Origin and Structure of the Plasma Cells of Normal Vertebrates, especially of the Cold Blooded Vertebrates, and the Eosinophils of the Lung of Amblystoma. Folia haematol. Bd. 11.
- Downey, H. und Weidenreich, F., 1912. Ueber die Bildung von Lymphocyten in Lymphdrüsen und Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80.
- Downey, H., 1913. The Development of histogenous Mast Cells of Adult Guinea pig and Cat and the Structure of the histogenous Mast Cells of Man. Folia haematol. Bd. XVI, S. 49.
- Drzewina, A., 1904. Sur l'organe lymphoide de l'oesophage des Sélaciens. C. R. Soc. Biol. T. 41, p. 637.
- Dieselbe, 1905. Contribution à l'étude du tissu lymphoide des Ichtyopsidés. Arch. zool. expér. et génér. 4^e série t. III, p. 145.
- Dieselbe, 1909. Epithélium et glandes de l'oesophage de la torpille. C. R. for. Biol. t. 66, p. 570.
- Dieselbe, 1910 a. Sur les éosinophiles de l'intestin de certains téléostiens. C. R. Soc. Biol. t. 68, p. 1012.
- Dieselbe, 1910 b. Sur l'organe lymphoide et la muqueuse de l'oesophage de la torpille. Arch. d'anat. microsc. T. 12, p. 1.
- Edinger, L., 1876. Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogense der Drüsen des Darmrohres. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13.
- Derselbe, 1877. Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13, S. 655.
- Ehrlich, L., 1904. Der Ursprung der Plasmazellen. Virch. Arch. Bd. 175, S. 198—237.
- Ehrlich, P. und Lazarus, A., 1898. Die Anämie. I. Abteil.: Normale und pathologische Histologie des Blutes. I. Aufl.
- Ellenberger, W., 1879. Die physiologische Bedeutung des Blinddarmes der Pferde. Arch. f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde. Bd. V, S. 399.

- Derselbe, 1885. Ueber die eosinophilen Körnchenzellen der Darmschleimhaut. Arch. f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde Bd. 11, S. 269.
- Erdély, A., 1905. Ueber die Beziehungen zwischen Bau und Funktion des lymphatischen Apparates des Darmes. Zeitschr. f. Biologie Bd. 46, N. F. 28, S. 120.
- Ferrata, A., 1906. Sui globuli bianchi mononucleati. Arch. per le Scien. med. 1906, Vol. 30.
- Derselbe, 1907. Ueber die plasmosomischen Körper und über eine metachromatische Färbung des Protoplasmas der uninukleären Leukocyten im B u t und in den blutbildenden Organen. Virch. Arch. Bd. 187, S. 351.
- Derselbe, 1908. Ueber die Klassifizierung der Leukocyten des Blutes. Folia haematol. Bd. 5, S. 655.
- Derselbe, 1909. Ueber einige normale und pathologische Blutbefunde beim Meerschweinchen (Kurloffkörper und basophile Punktierung). Folia haematol. Bd. 8, S. 392.
- Fischer, W., 1913. Ueber die lokale Anhäufung eosinophil gekörnter Leukocyten in den Geweben, besonders beim Krebs. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. 55, S. 1.
- Foà et Carbone, 1889. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Milz der Säugetiere. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. Bd. 5.
- Ginsky, A., 1894. Ueber die Tonsilla oesophagea. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 58, S. 529.
- Greschik, E., 1912. Mikroskopische Anatomie des Enddarmes der Vögel. „Aquila“ Bd. 19.
- Hardy, W. B. and Westbrook, E. F., 1895. The wandering cells of the alimentary canal. Journ. of Physiology V. 18, p. 490.
- Heidenhain, R., 1888. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 43, Suppl.
- Hofmeister, F., 1881. Zur Lehre vom Pepton. III. Ueber das Schicksal des Peptons im Blute. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 5, Straßburg.
- Derselbe, 1885. Untersuchungen über Resorption und Assimilation der Nährstoffe. I. Mitteilung. Arch. f. exper. Pathol. und Pharmakol. Bd. 19.
- Derselbe, 1886. Ueber Resorption und Assimilation der Nährstoffe. 2. Mitteilung. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmak. Bd. 20, S. 291—305.
- Derselbe, 1887. Ueber Resorption und Assimilation der Nährstoffe. 3. Mitteilung. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmak. Bd. 22, S. 306—324.
- Joannovics, G., 1909. Ueber Plasmazellen. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anatomie Bd. 20, S. 1011.
- Jolly J. et A c u n a, M., 1905. Les leucocytes du sang chez les embryons des mammifères. Arch. anat. microsc. T. 7, p. 257.
- Klein, E., 1871. Oesophagus und Magen in Strickers Handbuch d. Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere Bd. I. Leipzig, S. 378.
- Klippel et Pierre-Weil, 1909. De l'inflammation à cellules plasmatiques. Arch. méd. exper. et d'anat. pathol. Vol. 21, p. 190.

- Koch, M., 1898. Ueber Veränderungen am Darm und Magen bei der perniziösen Anämie. Inaug.-Diss. Berlin.
- Koelliker, 1902. Handbuch der Gewebelehre. Artikel Oesophagus. 6. Aufl., 1902, Bd. III.
- Kull, H., 1913. Die „basal gekörnten Zellen“ des Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 81.
- Kultschitzky, N., 1897. Zur Frage über den Bau des Darmkanals. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49, S. 7.
- Lafforgue, E., 1893. Recherches anatom. sur l'appendice. Terminale du Coecum. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 10, H. 5, S. 141—167.
- Lafranchi, A., 1909. Ueber einen besonderen Befund im Meerschweinchenblute. Clinica Veterinaria Sez. scient. p. 135.
- Ledingham, J., 1906. On the Vacuolated Mononuclear cells in the Blood of the Guinea-Pig. The Lancet Vol. 1, p. 1675.
- Leydig, Fr., 1851. Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Müllers Arch. S. 269.
- Derselbe, 1852. Beiträge z. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig. S. 53.
- Derselbe, 1857. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.
- Loewenthal, N., 1909. Contribution à l'étude des globules blancs du sang éosinophiles chez les animaux vertébrés. Journ. de l'anat. et Physiol. Année 45, p. 97.
- Lorent, M., 1878. Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV, p. 429.
- Lubarsch, O., 1895. Ergebnisse der allgem. pathol. Morphologie und Physiol. Bd. 1, S. 184.
- Machate, J., 1879. Untersuchungen über den feineren Bau des Darmkanals von Emys europaea. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 32, S. 443. Inaug.-Diss. Würzburg 1878.
- Marcus, H., 1908. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.
- Maximow, A., 1906. Ueber die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67, S. 740.
- May, R., 1891. Zur pathologischen Anatomie des menschlichen Magens. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphologie u. Physiol. München, Bd. 6, S. 16.
- Meinertz, J., 1902. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der farblosen Blutzellen. Virch. Arch. Bd. 168, S. 353.
- Moschner, P., 1885. Beiträge zur Histologie der Magenschleimhaut. Inaug.-Diss. Breslau.
- Müller, H. F., 1892. Ueber Mitosen an eosinophilen Zellen. Arch. f. exper. Pathologie u. Pharmakologie Bd. 29, S. 221.
- Muthmann, E., 1913. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blinddarmes und der lymphoiden Organe des Darmkanals bei Säugetieren und Vögeln. Anat. Hefte Bd. 48, H. 1, S. 65.

- Niehus, L., 1889. Beitrag zur Pathologie der Cavernitis chronica. Virch. Arch. Bd. 118, S. 161.
- Oehler, J., 1912. Beitrag zur Kenntnis der lokalen Eosinophilie bei chirurgischen Darmaffektionen. Mitteilungen aus d. Grenzgebieten d. Medizin u. Chirurgie Bd. XXV, H. 3, S. 568.
- Oppel, A., 1889. Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. I. Vom Verdauungstractus. II. Von den Lungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.
- Derselbe, 1897. Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere. II. Schlund und Darm. Jena 1897, S. 256.
- Pappenheim, 1909. Einige interessante Tatsachen und theoretische Ergebnisse der vergleichenden Leucocytenmorphologie. Folia haematol. Bd. 8, S. 504.
- Derselbe, 1910. Ueber die verschiedenen lymphoiden Zellformen des normalen und pathol. Blutes usw. Folia haematol. Bd. 10, S. 78.
- Derselbe, 1912. Zur Blutzellenfärbung im klinischen Bluttrockenpräparat und zur histologischen Schnittpräparatfärbung der hämatopoetischen Gewebe nach meinen Methoden. Folia haematol. Bd. 13, H. 3, S. 339.
- Patella, V., 1907. Corpi di Kurloff-Demel in alcuni mononucleati del sangue della cavia e protozoi diflagellati epiglobulari. Tipogr. Editrice S. Bern. Siena. Luglio. (Refer. Folia haematol. 1909, Bd. 8, S. 232.)
- Derselbe, 1908 a. Kurloffsche Körper in Mononucleären des Meer-schweinchenbluts und ihre protozoische Natur. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 41.
- Derselbe, 1908 b. Zur neuen Klassifizierung der Leukocyten des Blutes, vorgeschlagen von A. Ferrata. Folia haematol. Bd. 6, S. 195.
- Patzelt, V., 1882. Ueber die Entwicklung der Darmschleimhaut. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Abtlg. III, Bd. 86, S. 145—172.
- Petersen, H., 1907. Beiträge zur Kenntnis d. Baues und der Entwicklung d. Selachierdarmes. I. Oesophagus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 43, S. 619. N. F. 36.
- Derselbe, 1908. Beiträge zur Kenntnis d. Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. II. Magen und Spiraldarm. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 44, S. 123. N. F. 37.
- Pilliet, A., 1890. Note sur la distribution du tissu adénoïde dans le tube digestif des Poissons cartilagineux. C. R. Soc. Biol. Serie 9, T. I, p. 593.
- Pirone, R., 1909. Sur les cellules plasmatiques (Plasmazellen). Folia haematol. Bd. 7, S. 339.
- Prenant, A., 1896. Sur la présence d'amas leucocytaires dans l'épithélium pharyngien et oesophagien d'Anguis fragilis. Bibliogr. Anat. IV, Nr. 1, p. 21—26.
- Preusse, 1885. Die Fettresorption im Dünndarm. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. XI, S. 175.
- Renaut, J., 1879. Sur les organes lymphoglandulaires et le pancréas des vertébrés. C. R. hebdom. des séances d. l'acad. d. sciences T. 89, p. 247.

- Rubeli, 1889, Ueber den Oesophagus des Menschen und verschiedener Haustiere. Inaug.-Diss. Bern und Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 1889 oder 1890, Bd. XVI.
- Rüdingen, N., 1891. Ueber die Umbildung der Lieberkühnschen Drüsen durch die Solitärzelle im Wurmfortsatz d. Menschen. Sitzungsber. d. k. bayr. Ak. d. Wiss. Bd. 21.
- Saltykow, S., 1898. Beitrag zur Kenntnis der hyalinen Körper in Magenpolypen und anderen Geweben. Virch. Arch. Bd. 153, S. 207.
- Saltykow, A., 1901. Beitrag zur Kenntnis der hyalinen Körper und der eosinophilen Zellen in der Magenschleimhaut und in anderen Geweben. Inaug.-Diss. Zürich.
- Sansonow, N., 1908. Ueber die Wanderzellen in der Darmschleimhaut der Säugetiere. Inaug.-Diss. St. Petersburg (Russisch).
- Schäfer, E. A., 1884. Ueber die Fettresorption im Dünndarm. Pflügers Arch. f. die ges. Physiol. Bd. 33.
- Derselbe, 1885 a. On the origin of the proteids of the chyle and the transference of food materials from the intestine into the lacteals. Proceed. of the Roy. Soc. of London Nr. 235, Vol. 38, p. 87—92.
- Derselbe, 1885 b. On the part played by amoeboid cells in the process of intestinal absorption. Physiolog. Laboratory, university college, London. Collected Papers V und Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Histol. Bd. 2, S. 6—29.
- Schäfer, J., 1891. Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. I. Duodenum. II. Dünndarm. III. Mastdarm. Sitzungsber. der k. k. Ak. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Bd. 100, Abt. III.
- Derselbe, 1897. Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. VI. Oesophagus. VII. Cardia. Sitzungsber. d. Wiener Ak., math.-naturw. Abt. III, Bd. 106, S. 353.
- Schilling, 1909. Ueber Kurloffsche Körperchen beim Meerschweinchen. Folia haematol. Bd. 7, S. 225.
- Derselbe, Ueber die feinere Morphologie der Kurloffschen Körper des Meerschweinchens und ihre Aehnlichkeit mit Chlamydozoeneinschlüssen. Zentralbl. f. Bakteriologie. I. Abt., Bd. 58, S. 318.
- Schirren, C., 1888. Ein Beitrag zur Kenntnis der Atrophie der Magenschleimhaut. Inaug.-Diss. Kiel.
- Schlesinger, A., 1902. Ueber Plasmazellen und Lymphocyten. Virch. Arch. Bd. 169, S. 428. Arch. f. Anat. u. Phys. S. 252.
- Schmidt, J. E., 1905. Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie einiger Zellarten des menschlichen Darmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 66, S. 12—40.
- Schreiner, K. E., 1900. Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel. I. Vergleichende Morphologie des feineren Baues. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 68, S. 481.
- Schwarz, G., 1905. Studien über im großen Netz des Kaninchens vorkommende Zellformen. Virch. Arch. Bd. 179, S. 209.
- Séguin, P., 1912. Les Mastzellen histiogènes dans le Chorion de la Muqueuse du gros Intestin du cheval. C. R. Soc. Biol. 1912, II, p. 30.

- Seifert, 1894. Ueber Russelsche Fuchsinkörperchen. Sitzungsber. d. Würzburger physik.-mediz. Gesellsch. 3. März.
- Simon, L. G., 1903. Sur les éosinophiles de l'intestin. C. R. de la Soc. de Biologie, 11. juillet, p. 955.
- Derselbe, 1904. Contribution à l'étude de l'appareil lymphoïde de l'intestin. Thèse de Paris 1904.
- Derselbe, 1905. De la formation „in situ“ des polynucléaires éosinophiles de la muqueuse intestinale. C. R. Soc. de Biol. 1905, Nr. 37, p. 648.
- Sternberg, 1906. Ueber perniciöse Anämie und anschließende Diskussion. Verh. d. Deutschen Pathol. Gesellsch. 1906, S. 114.
- Stintzing, 1889. Zur Struktur der erkrankten Magenschleimhaut. Münch. med. Wochenschr. S. 819.
- Derselbe, 1899. Zur Struktur der Magenschleimhaut. Festschr. f. Kupffer, Jena 1899.
- Stöhr, Ph., 1880. Ueber das Epithel des menschlichen Magens. Verh. d. phys.-mediz. Gesellsch. Würzburg, N. F. Bd. 15.
- Derselbe, 1883. Ueber die peripheren Lymphdrüsen. Sitzungsber. d. phys.-mediz. Gesellsch. Würzburg P. 86—94.
- Derselbe, 1889. Ueber die Lymphknötchen des Darmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.
- Struiken, H. J. L., 1893. Beiträge zur Histologie und Histochemie des Rectumepithels und der Schleimzellen. Inaug.-Diss. Freiburg.
- Stutz, G., 1895. Ueber eosinophile Zellen in der Schleimhaut des Darmkanals. Inaug.-Diss. Bonn.
- Teichmüller, W., 1898. Das Vorkommen und die Bedeutung der eosinophilen Zellen im Sputum. Deutsches Arch. f. klin. Mediz. Bd. 60, S. 572.
- Toldt, O., 1881. Die Entwicklung und Ausbildung der Drüsen des Magens. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Abt. III, Jahrg. 1880, Bd. 82, S. 57.
- Touton, 1893. Ueber Russelsche Fuchsinkörperchen und Goldmannsche Kugelzellen. Virch. Arch. Bd. 132, S. 427.
- Tuve, E., 1904. Ueber die sogenannten Duboissschen Thymusabscesse. Diss. Leipzig.
- Verson, E., 1871. Dünndarm. Strickers Handbuch d. Lehre von den Geweben. Leipzig, S. 399—418.
- Waele, H. de, 1899. Recherches sur le rôle des globules blancs dans l'absorption chez les vertébrés. Livre jubilaire dédié à Ch. v. Bambeke, p. 23—67, 1899.
- Watney, H., 1874. Note on the minute Anatomy of the Alimentary canal. Proceedings of the Roy. Soc. Bd. 22, p. 293. Centralbl. f. d. mediz. Wissensch. Bd. XII, S. 753. Philos. Transactions of the R. S., Bd. 166, S. 451.
- Weber, E. H., 1847. Ueber den Mechanismus der Einsaugung des Speisesaftes beim Menschen und bei einigen Tieren (vgl. Berichte über die Verh. der k. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig Bd. 1, S. 245—247; 1846/47). Joh. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. S. 400—402.

- Weidenreich, J., 1909. Zur Morphologie und morpholog. Stellung der ungranulierten Leukocyten-Lymphocyten des Blutes und der Lymph. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73, S. 793.
- Derselbe, 1911. Die Leukocyten und verwandte Zellformen. Wiesbaden.
- Derselbe, 1912. Die Thymus des erwachsenen Menschen als Bildungsstätte ungranulierter und granulierter Leukocyten. Münch. med. Wochenschr. Nr. 48.
- Weill, P., 1913. Ueber die Bildung von Leukocyten in der menschlichen und tierischen Thymus des erwachsenen Organismus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, S. 305.
- Wiemer, O., 1884. Ueber den Mechanismus der Fettresorption. Pflügers Arch. Bd. 33, S. 515—537.
- Zawarykin, 1883. Ueber Fettresorption im Dünndarm. Ebenda Bd. 31, S. 231.
- Derselbe, 1885. Einige die Fettresorption im Dünndarm betreffende Bemerkungen. Ebenda Bd. 35, S. 145—147.
- Derselbe, 1887. Zur Frage über die Fettresorption. Ebenda Bd. 40, S. 447—454.
- Zietzschmann, O., 1905. Ueber die acidoph. Leukocyten (Körnerzellen) des Pferdes. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 22, S. 1.
- Zillenberg, Ottilie, Paul, 1909. Fortgesetzte Untersuchungen über das Verhalten d. Darmepithels bei verschied. funktionellen Zuständen. III. Mitteilung. Zeitschr. f. Biologie Bd. 52, S. 327.
- Zipkin, R., 1904. Beiträge zur Kenntnis der gröberen und feineren Strukturverhältnisse des Dünndarms von Inuus Rhesus. Anat. Hefte Bd. 23, S. 116.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I u. II.

Ueber Fixation und Färbung der Präparate wurde das Nähere im Text unter Material und Untersuchungsmethoden angegeben. Die Abkürzungen bedeuten: G. = Romanowsky-Färbung nach Gies; P. = Universalfärbung nach Pappenheim; HE. = Färbung mit Hämalaun-Eosin; Tr. = Triacidfärbung nach Ehrlich. Die Zeichnungen sind auf Objekttischhöhe aufgenommen, wo nicht anders vermerkt: mit Zeiß Apochr. 2 mm und Comp. Ok. 8.

el = eosinophiler Leukocyt,	m = Mitose,
emy = eosinophiler Myelocyt,	mz = Mastzelle,
gl = großer Leukocyt,	rk = Russelkörper,
ly = Lymphocyt,	schl = Schollenleukocyt.

Tafel I u. II.

- Fig. 1. Kompaktkernige und gelapptkernig eosinophile Leukocyten im Colon des Menschen. G.
- Fig. 2. Eosinophile Myelocyten im Dünndarm des Hundes. P.
- Fig. 3. Schollenleukocyten und eosinophile Leukocyten im Dünndarm des Hundes. P. Ok. 6.
- Fig. 4. a—e. Typen einzelner Schollenleukocyten aus dem Dünndarm des Hundes; f = ein eosinophiler Myelocyt im Dünndarm des Hundes. G. Ok. 12.
- Fig. 5. Russelkörper im Dünndarm der Katze. HE.
- Fig. 6. Schollenleukocyten im Dickdarm der Katze. G.
- Fig. 7. Schollenleukocyt im Dickdarm der Katze. Tr.
- Fig. 8. Eosinophile Myelocyten im Dünndarm der Ratte. G. Ok. 6.
- Fig. 9. Mastzellen im Dickdarm der Ratte. G. Ok. 6.
- Fig. 10. Mitose einer Mastzelle im Dickdarm der Ratte. G.
- Fig. 11. Schollenleukocyten und Mastzelle im Coecum der Maus. G.
- Fig. 12. Mitose einer Mastzelle im Dickdarm der Maus. G.
- Fig. 13. Schollenleukocyt im Dickdarm der Maus. G.
- Fig. 14. Mitose eines Schollenleukocyten im Dickdarm der Maus. G.
- Fig. 15. Russelkörper im Duodenum des Kaninchens. G.
- Fig. 16. Schollenleukocyten im Dünndarm des Kaninchens. G.
- Fig. 17. Schollenleukocyten im Dünndarm des Kaninchens. G.
- Fig. 18. Eosinophile Leukocyten im Dünndarm des Meerschweinchens. G.
- Fig. 19. Eosinophile Myelocyten im Dünndarm des Meerschweinchens. G.
- Fig. 20. Eosinophile Leukocyten und Russelkörper im Duodenum des Meerschweinchens. G.

Ueber das regelmäßige Vorkommen von Myelocyten in der Milz des erwachsenen Menschen.

Von

Paul Weill.

XIII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“.

Von

Franz Weidenreich.

Hierzu Tafel III.

Einleitung.

Die Frage nach den Bildungsstätten der granulierten leukocyären Elemente im menschlichen Körper ist vor allem von Ehrlich und seiner Schule dahin beantwortet worden, daß von „Bildungsstätten“ überhaupt nicht gesprochen werden kann, weil nur ein Ort in Betracht käme, wo normalerweise die Entwicklung der granulierten Leukocyten vor sich gehe, das Knochenmark. Nun sind aber in der Folge nicht wenige Befunde bekannt geworden, wonach eine Entstehung granulierter Elemente auch außerhalb des Knochenmarks stattfindet. Eine ausführliche Besprechung derselben gehört nicht in den Rahmen der vorliegenden Untersuchung; wir erinnern nur daran, daß besonders Weidenreich (1901/05 a, 1905 b, 1908 a, 1908 b, 1911/12) in seinen zahlreichen Studien für eine solche Bildung eingetreten ist, da sich nicht nur im Knochenmark, sondern auch in vielen andern Organen „mononukleäre“ granuliert Elemente, „Myelocyten“ nachweisen lassen. Wir selbst haben kürzlich den Beweis erbracht, daß die Thymus (1913)

und die Darmschleimhaut einen beträchtlichen Anteil an granulierten Elementen liefert. Was nun ihre Bildung in der Milz anbelangt, so gehört dieses Organ nach seiner Stellung im Ehrlichen System weder zu den lymphocytenbildenden Organen — höchstens könne sie „große mononukleäre Leukocyten“ produzieren — noch aber hat sie mit der Bildung spezialgranulierter Elemente irgend etwas zu tun. Naegeli (1912) gibt zwar zu, daß eine Bildung in der normalen Milz stattfindet, sieht aber in ihr einen Rückfall in die embryonale Funktion und eine unter dem Einfluß von Krankheiten wieder erworbene Eigenschaft.

Trotzdem aber ist der sichere Nachweis typischer kompakt-kerniger granulierter Zellen („Myelocyten“) in der menschlichen normalen Milz von verschiedenen Autoren erbracht worden [Weidenreich (1911) Downey und Weidenreich (1912) u. a.]. Auf Grund unseres vorliegenden Materials sind wir in der Lage, eine eingehende, durch Abbildungen belegte Beschreibung ihres Vorkommens zu geben.

Material und Untersuchungsmethoden.

Es standen uns fünf menschliche Milzen zur Verfügung, die alle hingerichteten Personen entstammten. Davon stammte die erste von einem Manne von 26 Jahren, die zweite von einem 37 jährigen Manne, die dritte von einem 28 jährigen, die vierte von einem 39 jährigen Manne und die fünfte von einer 41 jährigen Frau. Die Milzstücke wurden alle $\frac{1}{4}$ —1 Stunde nach dem Tode in Hellyscher Modifikation der Zenkerschen Flüssigkeit für 4—5 Stunden eingelegt, 24 Stunden gewässert, in steigendem Alkohol gehärtet und in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 3—5 μ .

Von Färbungsmethoden wurden angewandt:

1. Hämalaun-Eosinfärbung, welche sehr leicht gestattet, die acidophilen Granula darzustellen.
2. Giemsa-Gemisch für Romanowsky-Färbung. Dieselbe führten wir nach der Schriddeschen Angabe aus (2 Tropfen Farbe auf 1 cm aq. destill.). Hiermit wurde 20 Minuten gefärbt, dann die Schnitte kurz abgewaschen, in Aceton entwässert und über Xylol in Kanadabalsam gebracht. Mit dieser Methode kommen die acidophilen wie die neutrophilen Granula gut zur Darstellung.

Literatur.

Die einfachste Methode, den Anteil der Milz an der Leukocytenproduktion festzustellen, ist eine vergleichende Zählung des Gehalts solcher Elemente in der Milzvene und Arterie. [Solche Zählungen wurden schon von älteren

Autoren wie Vierordt, Hirt, Funke, Koelliker, Frey, Rindfleisch ausgeführt, dabei wurde regelmäßig ein größerer Gehalt der Vene an weißen Blutkörperchen festgestellt.

In neuerer Zeit hat Weidenreich (1901) auf Grund von Zählungen an Schnittpräparaten gefunden, daß die Milzvene ungefähr 70 mal mehr Leukocyten enthält als die zuführende Arterie. Auch Löwit sowie Schwenkenbecher und Siegel bestätigen diesen Befund.

Was nun die Art der in der Milz produzierten Leukocytenformen anbelangt, so gibt darüber am besten das Studium des Organes selbst Auskunft, und zwar nicht ein Studium von Milzausstrichen, wie es Löwit empfiehlt, sondern eine Untersuchung in situ, also im Schnittpräparat. Ueber die Bildung der ungranulierten Zellformen haben Downey und Weidenreich erst kürzlich ausführliche Untersuchungen angestellt; an dieser Stelle betrachten wir ausschließlich die granulierten Leukocyten.

Die Bildung „echter Leukocyten“ in jeder Milz konstatiert v. Ebner; nach Bannwarth kommen in der Milz der Katze in den Keimlagern sehr viele eosinophile Zellen vor. Daß sie dort gebildet werden, dafür spricht nach ihm die Tatsache, „daß sie in wirklich verblüffender Menge an und in den Venenanfängen liegen“.

Dominici hat in der Milz des Kaninchens festgestellt, daß bei diesem Tier eine „myeloide“ Umwandlung erst bei anämischen und andern krankhaften Zuständen auftritt. Wolff findet beim Menschen, daß im normalen Zustande „die Milz neben der Bildung großer mononukleärer Zellen hauptsächlich Phagocytose ausübt“, daß bei nicht leukämischen Erkrankungen — Bleianämie, perniziöse Anämie, Erysipel, Sepsis — eine myeloide Funktion auftritt.

Pappenheim, der zuerst behauptet hatte (1899), daß die Milz im Gegensatz zum Knochenmark nur granulafreie Lymphocyten produziere, gibt später zu (1902), daß unter normalen Verhältnissen auch Myelocyten in ihr gefunden werden. Den Befund neutrophiler Myelocyten in der normalen Milz bestätigt Kurpjuweit, dagegen sollen nach ihm die eosinophilen Myelocyten und Normoblasten erst bei Krankheiten einwandern.

Daß die Milz unter normalen Verhältnissen neutrophile Myelocyten aufweist, stellt Sternberg fest. Beim Pferd kommt sie nach Zietzschmann als Bildungsstätte eosinophiler Elemente in Betracht.

Weidenreich (1911) hat verschiedene Male darauf aufmerksam gemacht, daß sich Myelocyten „mitten in der roten Pulpa oder in der Umgebung der Malpighischen Körperchen“ finden, endlich sagen Downey und Weidenreich: „Es treten in der Milz nicht nur kompakt-kernige granulierten Zellen (Myelocyten) auf, die ihrer ganzen Entwicklung nach aus lymphocytären Formen hervorgehen, sondern man findet auch echte Mitosen in granulierten Leukocyten.“

Befundbeschreibung.

1. Eosinophile Zellen.

In wechselnder Zahl findet man in jedem Schnitt durch die Milz Zellen, deren Granulationen sich mit sauren Farbstoffen sehr lebhaft, also mit Eosin rot, färben. Wenn auch ihre Zahl stark variiert, so kann ihr Vorkommen immerhin als häufig bezeichnet werden.

Bezüglich der Lokalisation dieser Formen ist zu bemerken, daß sie sich ausschließlich in der Pulpa, höchstens noch in der von Weidenreich sog. „Knötchenrandzone“ finden, in den Malpighischen Körperchen fehlen sie so gut wie immer. Sie bilden jedoch keine geschlossenen Herde, sondern liegen mit andern Zellformen der roten Pulpa untermischt, so vor allem mit kleinen Lymphocyten, besonders spezialgranulierten Leukocyten und Erythrocyten.

Was die Morphologie dieser Zellformen anbelangt, so sind sie charakterisiert durch ein reichlich entwickeltes, oft schwach acidophiles Protoplasma, das aber meist keine deutliche Färbung erkennen läßt. Die Gestalt der Zellen ist meist rund oder oval, jedoch sind gelegentlich auch mehr oder weniger lange Fortsatzbildungen zu erkennen.

Das Protoplasma ist ganz erfüllt von groben runden Körnern, die starke acidophile Farbenaffinität besitzen. Dieselben erfüllen den Zelleib vollständig und ziemlich gleichmäßig. Unter sich weisen die einzelnen Kügelchen immer die gleiche Größe auf (Fig. 1, 2 emy).

Die häufigste Kernform dieser Elemente ist ein zwei- oder dreifach gelappter Kern. Dabei sind die einzelnen Lappen sehr oft durch einen feinen Chromatinfaden verbunden; häufig aber ist der Kern segmentiert und die Kernbrocken sind vollständig isoliert.

Von besonderer Wichtigkeit aber sind Zellen, deren Kerne Kugelgestalt besitzen. Im Verhältnis zu den eben geschilderten sind sie nicht sehr häufig, stellen aber immerhin in jeder Milz einen konstanten Befund dar. Einen solchen Kerntypus bilden wir in Fig. 1 emy ab. Es handelt sich um einen relativ großen, exzentrisch gelagerten „bläschenförmigen“ Kern, der sich in seiner Gesamtheit nicht sehr stark tingiert. Das Chromatin ist nicht besonders reichlich entwickelt und ist in Form unregelmäßiger Brocken und feiner Fäden über den ganzen Kern verteilt. Nukleolen sind manchmal

nachweisbar. Die zweite Art solcher Zellen ist nicht so häufig zu finden wie die soeben beschriebene. Ihre Kerne unterscheiden sich in manchen Punkten von den vorigen. Vor allem sind sie viel kleiner, von sphärischer Gestalt und dokumentieren ihren größern Reichtum an Chromatin durch eine viel dunklere Färbung (Fig. 2 emy). Die Konfiguration der einzelnen Chromatinbrocken ist eine mehr oder weniger regelmäßige; manchmal ist eine Radstruktur ganz deutlich.

Zwischen den beiden geschilderten Typen trifft man alle Uebergangsformen sowohl in bezug auf die Größe des Kerns, wie auf die Färbbarkeit und die Strukturanordnung des Chromatins. Aber auch zu den zuerst geschilderten gelapptkernigen Formen finden sich alle Uebergänge. Denn man trifft Zellen, die einen bohnen- oder nierenförmigen Kern besitzen, oder aber solche von Zwerch-sack- oder Hantelform.

Eine Identifizierung dieser Zellformen mit den Elementen des Blutes und der blutbildenden Organe ist nicht schwer. Es folgt aus unserer Befundbeschreibung ohne weiteres und ergibt sich sofort bei einem Vergleich mit den Elementen sowohl in der Blutzirkulation wie in den großen Blutgefäßen der Milz, daß die zuerst beschriebenen Zellen typische polymorphkernige Leukocyten sind. Für die rund- und kompaktkernigen Elemente läßt sich zeigen, daß sie in allen charakteristischen Merkmalen, wie Größe und Gestalt des Zelleibes, Volumen, Färbbarkeit und Struktur des Kerns, ebenso wie in dem Verhalten der Granulationen genau mit den eosinophilen „Myelocyten“ des Knochenmarks und der andern leukopoietischen Organe übereinstimmen.

Wie wir gesehen haben, lassen sich Uebergangsformen zwischen kompaktkernigen und gelapptkernigen Elementen in jedem Ausbildungszustand nachweisen, der Schluß ist also berechtigt, daß in der Milz eine Entwicklung polymorphkerniger eosinophiler Leukocyten aus kompaktkernigen Formen stattfindet. Woher die letzteren ihren Ursprung nehmen, werden wir später noch zu besprechen haben.

2. Neutrophile Zellen.

Der Reichtum der von uns untersuchten Milzpräparate an Zellen, deren Granulationen sich mit „neutralen“ Farbstoffen tingieren, war viel größer als derjenige an eosinophilen Elementen.

Wie die letzteren, so findet man auch jene Formen ausschließlich in der roten Pulpa und in der Grenzschicht gegen die Milzknötchen, der Weidenreichschen „Knötchenrandzone“. In einzelnen Präparaten sind sie äußerst zahlreich zu finden, in andern wieder weniger häufig, aber immer ist ihre Zahl in der Milzpulpa eine erhebliche. Ansammlungen von Elementen, welche ausschließlich neutrophilen Charakter tragen, haben wir nicht beobachten können, vielmehr liegen sie immer inmitten der andern Zellformen.

Ihre Gestalt ist rund oder oval, Fortsatzbildungen lassen sie häufig erkennen.

Ueber die Beschaffenheit des Plasmas dieser Elemente ist nicht viel zu sagen. Es färbt sich nach Giemsa oft nicht sehr deutlich, meistens in einem schwachen Lila.

Der Zelleib ist voll von feinen, staubförmigen Granulationen, welche ihn in gleichmäßiger Verteilung erfüllen. Diese Granula nehmen ebenfalls nach Giemsa-Färbung einen Lilafarbtönen an.

Was die Kernformen dieser Zellen anbetrifft, so sind diejenigen Zelltypen am häufigsten, die solche Kernfragmente enthalten, die unter sich keinen Zusammenhang mehr aufweisen und als unregelmäßig gestaltete, oft auch kugelförmige Gebilde im Plasma zerstreut liegen (Fig. 3 sl). Der Häufigkeit nach kommen dann solche Zellindividuen, welche einen mehrfach gelappten Kern aufweisen, dessen einzelne Lappen aber noch durch Chromatinfäden in Zusammenhang stehen.

Eine besondere Beachtung jedoch verdienen die Elemente, die wir in Fig. 2 smy und 3 smy darstellten. Ihre Kerne sind große Gebilde und zentral (Fig. 3 smy₁, 4) oder exzentrisch (Fig. 2 smy, Fig. 3 smy₂, 3) gelagert. Sie besitzen meist sphärische Gestalt (Fig. 3 smy₁, 2), doch kommen ovale Kernformen nicht selten vor (Fig. 3 smy₃, 4, Fig. 2 smy). Ihre Grundsubstanz färbt sich mehr oder weniger stark, einen sehr dunkeln Farbton nimmt sie jedoch so gut wie nie an. Der Chromatinreichtum dieser Kerne ist relativ gering; das Chromatin bildet unregelmäßige Netze und größere oder kleinere Brocken. Das Vorhandensein eines deutlichen Radkernes haben wir nicht beobachtet. Außer diesen regelmäßig konturierten Kernen trifft man nicht selten noch solche, die auf einer Seite eine mehr oder weniger tiefe Einbuchtung aufweisen, also Bohnen- oder Nierenform besitzen.

Noch ein wichtiger Befund bleibt zu erwähnen. Es läßt sich

das Vorkommen mitotischer Kernteilungsfiguren neutrophil granulierter Zellen in der Milz feststellen. Solche Formen sind zwar nicht häufig, aber einwandsfrei nachweisbar.

Ein Zweifel über die Natur dieser Elemente kann nicht bestehen. Ihre ganze Morphologie, ihre Größe, ihre Form, vor allem aber das färberische Verhalten ihrer Granulationen sprechen für eine Identität mit den neutrophilen Leukocyten des Blutes bzw. des Knochenmarks. Denn Kontrollpräparate der blutbildenden Organe, des Knochenmarks, der Thymus, sowie ein Vergleich mit den Formen innerhalb der Blutgefäße selbst beweisen, daß sie in allen Punkten mit diesen übereinstimmen. Was speziell die Zellen mit großen, runden, bläschenförmigen Kernen betrifft, so handelt es sich auch hier um typische „Myelocyten“, welche innerhalb der Milz auf dem Wege der Kernumformung zu gelapptkernigen Elementen werden.

Ueber die Entstehung der kompaktkernigen Formen werden wir gleich zu berichten haben.

Besprechung unserer Befunde.

Wir haben im vorhergehenden festgestellt, daß die Milz des erwachsenen Menschen eine Fundstätte zahlreicher eosinophil und neutrophil gekörnter weißer Blutzellen ist, und ferner ließ sich zeigen, daß in dem Organ selbst auf dem Wege der Kernumformung gelapptkernige granulierten Leukocyten aus kompaktkernigen („Myelocyten“) hervorgehen.

Es bleibt nun noch die Frage nach der Herkunft der kompaktkernigen granulierten Leukocyten zu erörtern.

Erinnert man sich daran, daß sich im Knochenmark der Nachweis genetischer Beziehungen zwischen Myelocyten und Myeloblasten auf die Identität der Kernformen beider Zelltypen stützt und betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus unsere Figuren, so ergibt sich z. B. eine vollständige Analogie des Kernes in Figur 3 smy₃ mit dem in 1y. Gleiche Analogien lassen sich für alle andern dargestellten Zellformen nachweisen. Wir können uns hier in der Besprechung dieses Punktes kurz fassen, da wir dieselben Befunde schon ausführlich in der Thymus und im Darm schilderten. Hier wie dort und genau so in der Milz stellen diese Elemente, deren Kernformen mit denjenigen der Myelocyten iden-

tisch sind, Zellen von lymphocytärem Charakter dar. Die Bildung von granulierten weißen Blutzellen geht also auch von ungranulierten lymphocytären Elementen aus. Unsere Befunde berechtigen uns aber auch zu der Annahme, daß nicht nur eine heteroplastische, sondern auch eine homoplastische Bildungsweise wenigstens von neutrophilen Leukocyten statthat.

Es ergibt sich also erstens, daß in der Milz des erwachsenen Menschen sich aus ungranulierten Zellen vom Lymphocytentypus neutrophile und eosinophile Elemente entwickeln, wie Weidenreich (1911), Domney und Weidenreich, Kurpjuweit, Pappenheim, Sternberg für den Menschen, Bannwarth für die Katze und Zietzschmann für die Eosinophilen beim Pferd behauptet haben. Zweitens konnten wir aber auch nachweisen, daß eine Vermehrung wenigstens der Neutrophilen in der Milz auf mitotischem Wege stattfindet.

Dieser ganze Bildungsmodus ist nicht das Zeichen pathologischer Veränderungen oder „myeloider Umwandlung“ bei gewissen Krankheiten (Naegeli), sondern stellt einen konstanten Befund im durchaus normalen Organismus dar. Denn wenn in der Milz von 5 erwachsenen Individuen im Alter von 26—41 Jahren, die alle hingerichtet waren und deren Organe, wie die histologische Untersuchung ergab, keinerlei Zeichen pathologischer Veränderungen aufwiesen, immer der gleiche Befund erhoben wird, so muß dies Verhalten als normal bezeichnet werden.

Damit steht aber die Ehrliche Anschauung von der Rolle des Knochenmarks als alleinigem Bildner der granulierten Leukocyten in scharfem Gegensatz. Von Wichtigkeit für unsere Anschauung ist aber noch die Tatsache, daß nicht nur die Milz granulierten Leukocyten produziert, sondern daß auch die Thymus neutrophile und eosinophile Elemente hervorbringt, während die Darmschleimhaut wesentlich an der Bildung eosinophiler Leukocyten beteiligt ist.

Was nun die Menge der in der Milz gebildeten granulierten Leukocyten angeht, so ergibt sich ohne weiteres, daß nicht alle polymorphkernigen Leukocyten in der Milz ihren Ursprung haben können. Denn vor allem erhellt aus dem Verhalten der Gefäßbahnen, daß mit den Erythrocyten auch eine große Menge von granulierten

Leukocyten eingeschwemmt wird. Sodann ist das Verhältnis zwischen kompaktkernigen und gelapptkernigen ein derartiges, daß die ersteren immerhin relativ selten angetroffen werden. Daß aber eine gewisse Anzahl neutrophiler und eosinophiler Leukocyten lokal entstehen, kann nicht abgeleugnet werden. Ihre absolute Zahl ist bei der Größe der Milz des erwachsenen Menschen jedenfalls nicht gering zu veranschlagen. Genaue Angaben lassen sich naturgemäß darüber nicht machen.

Die Folgerungen, die wir aus dieser Erkenntnis des lokalen Ursprungs der granulierten Leukocyten in der Milz zu ziehen haben, sind mannigfaltige. Erstens ergibt sich für die Beurteilung der Milzfunktion im normalen Organismus, daß in der Milz nicht nur ein Untergang von roten und weißen Blutkörperchen stattfindet, sondern daß dieses Organ auch an der Regeneration der weißen Blutkörperchen in hohem Maße beteiligt ist. Die Bildung von ungranulierten Elementen ist von Downey und Weidenreich ausführlich beschrieben worden. Daß sie auch granulierten Zellen produziert, dafür liefern unsere vorliegenden Ausführungen den vollen Beweis. Sodann sind aber unsere Befunde auch von Wichtigkeit für die Beurteilung pathologischer, speziell leukämischer Prozesse in der Milz. Es stellt nämlich die Bildung granulierter Elemente, wie sie bei anämischen und leukämischen Erkrankungen beobachtet wird, keine „myeloide Reaktion“ oder einen „Rückfall in die embryonale Funktion“ dar, wie Dominici, Naegeli, Wolff, Ehrlich glauben, sondern sie ist nur der Ausdruck eines gesteigerten normalen Bildungsprozesses.

Für die Beurteilung des Leukocytenproblems im allgemeinen folgt aus unseren Feststellungen, daß das Knochenmark nicht die alleinige Bildungsstätte der granulierten Elemente darstellt und daß neben andern Organen auch der Milz ein wesentlicher Anteil an der Leukopoese zukommt. Damit ist aber wieder ein erneuter Beweis für den ubiquitären Charakter der lympho- und leukocyten Zellformen erbracht.

Zum Schluß erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Weidenreich, für die Anregung zu dieser Arbeit und seine Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

Die vorliegende Untersuchung ist 1914 vor Ausbruch des Krieges fertiggestellt, die Literatur bis Juli 1914 berücksichtigt. Die Veröffentlichung war aus äußeren Gründen nicht möglich.

Literaturverzeichnis.

- Bannwarth, 1891. Untersuchungen über die Milz. I. Die Milz der Katze. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38, S. 345.
- Dominici, M., 1901. Sur l'histologie de la rate à l'état normal et pathologique. Arch. de médecine expérimentale et d'anat. pathol. I, 13, p. 1.
- Downey, H. und Weidenreich, F., 1912. Ueber die Bildung der Lymphocyten in Lymphdrüsen und Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80, S. 306.
- Ebner, V. v., 1902. A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen Bd. III.
- Ehrlich, P. und Lazarus, A., 1898. Die Anämie. I. Abt.: Normale und pathol. Histologie des Blutes. 1. Aufl.
- Frey, 1874. Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen.
- Funke, 1863. Lehrbuch der Physiologie Bd. 1.
- Hirt, 1856. Ueber das numerische Verhältnis zwischen den weißen und roten Blutzellen. Müllers Archiv.
- Koelliker, A., 1867. Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 5. Aufl.
- Kurpjuweit, O., 1904. Ueber die Veränderungen der Milz bei perniciöser Anämie und einigen andern Krankheiten. Deutsches Archiv f. klin. Medizin Bd. 80, S. 168.
- Loewit, M., 1907. Die Entstehung der polynukleären Leukocyten. Folia haematol. Bd. 4, S. 473.
- Naegeli, O., 1912. Blutkrankheiten und Blutdiagnostik, 2. Aufl.
- Pappenheim, A., 1899. Vergleichende Untersuchungen über die elementare Zusammensetzung des roten Knochenmarks einiger Säugetiere. Virch. Arch. Bd. 157, S. 19.
- Derselbe, 1902. Neuere Streitfragen aus dem Gebiet der Hämatologie. Zeitschr. f. klin. Medizin Bd. 47, S. 216.
- Rindfleisch, E., 1863. Experimentalstudien über die Histologie des Blutes. Leipzig.
- Schwenkenbecher und Siegel, 1908. Ueber die Verteilung der Leukocyten in der Blutbahn. Deutsches Arch. f. klin. Medizin Bd. 92, S. 303.
- Sternberg, C., 1905. Ueber das Vorkommen von einkernigen neutrophil granulierten Leukocyten in der Milz. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anatomie Bd. 16, S. 929.
- Vierordt, 1854. Beiträge zur Physiologie des Blutes. Arch. f. physiol. Heilkunde, Jahrg. 13.
- Weidenreich, F., 1901. Das Gefäßsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58, S. 247.
- Derselbe, 1905 a. Zur Frage der Entstehung der eosinophilen Leukocyten. Folia haematol. Bd. 2, S. 163.
- Derselbe, 1905 b. Ueber die Entstehung der weißen Blutkörperchen im postfötalen Leben. Verh. Anat. Ges. Genf S. 71.

- Derselbe, 1908 a. Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Entstehung und Bedeutung der eosinophilen Leukocyten. Verh. Anat. Ges. Berlin S. 81.
- Derselbe, 1908 b. Beiträge zur Kenntnis der granulierten Leukocyten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72, S. 209.
- Derselbe, 1911. Die Leukocyten und verwandte Zellformen. Wiesbaden.
- Derselbe, 1912. Die Thymus der erwachsenen Menschen als Bildungsstätte ungranulierter und granulierter Leukocyten. Münch. med. Wochenschr. Nr. 48.
- Weill, P., 1913. Ueber die Bildung von Leukocyten in der menschlichen und tierischen Thymus des erwachsenen Organismus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, S. 305.
- Derselbe, 1919. Ueber die leukocyitären Elemente in der Darmschleimhaut der Säugetiere. Ein Beitrag zur Beurteilung ihrer Granulationen. Ebenda Bd. 93.
- Wolff, A., 1902. Ueber die Bedeutung der Lymphoidzelle bei der normalen Blutbildung. Zeitschr. f. klin. Medizin Bd. 45, S. 385.
- Zietzschmann, O., 1905. Ueber die acidophilen Leukocyten (Körnerzellen) des Pferdes. Intern. Monatsschr. f. Anatomie u. Physiologie Bd. 22, S. 1.

Figurenerklärung auf Tafel III.

Fixation und Färbung der Präparate wurde im Text besprochen. Die Abkürzung G. bedeutet Romanowsky-Färbung nach Giemsa. Die Zeichnungen sind auf Objektischhöhe aufgenommen mit Zeiß Apochr. 2 mm und Ok. 8.

emy = eosinophiler Myelocyt,
 ly = Lymphocyt,
 sl = Spezia-Leukocyt,
 smy = Spezial-Myelocyt.

- Fig. 1. Spezialgranulierte Myelocyten und Leukocyten aus der Milz eines 26 jährigen Hingerichteten. G.
- Fig. 2. Eosinophiler und neutrophiler Myelocyt aus der Milz eines 26 jährigen Hingerichteten. G.
- Fig. 3. Eosinophiler Myelocyt und spezialgranulierte Leukocyten aus der Milz eines 28 jährigen Hingerichteten. G.

Ueber die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch.

Von

Prof. Dr. W. J. Schmidt, Bonn, Zoologisches Institut.

Hierzu Tafel IV.

Historisches. -

Der Laubfrosch (*Hyla arborea*) bietet wohl unter allen einheimischen Amphibien den ausgeprägtesten Farbenwechsel dar. Während die Physiologie des Chromatophorenspiels vor allem durch die Untersuchungen von Biedermann in wesentlichen Zügen klar gestellt ist, herrschen hinsichtlich einer morphologischen Frage nämlich der Beschaffenheit der sogenannten Xantholeukophoren noch gegensätzliche Meinungen, wenigstens, wenn man sich an die Originalarbeiten hält. Die einen Autoren nehmen an, daß an den grünen Hautstellen Guanin und Lipochrom in ein und derselben Zelle nebeneinander und zwar in bestimmter Anordnung vorkommen; diese Zellen werden jetzt gewöhnlich nach dem Vorgang von Gaupp als Xantholeukophoren bezeichnet. Die anderen dagegen vertreten den Standpunkt, daß diese beiden am Farbenwechsel wesentlich beteiligten Substanzen jede für sich in besonderen Zellen liegen, das gelbe Lipochrom in den Xanthophoren, die man auch als Lipophoren bezeichnen könnte (vgl. W. J. Schmidt 1917), die Guaninmassen in tiefer in der Haut eingebetteten Zellen, den Leukophoren (Guanophoren). Die zusammenfassenden Darstellungen gehen mit Ausnahme von van Rynberk nicht

näher auf diese Streitfrage ein, betrachten sie vielmehr als im Sinne der Existenz von Xantholeukophoren entschieden, so Gaupp, Fuchs, Hempelmann. Die nachfolgende Untersuchung wird aber dartun, daß diese Auffassung ganz bestimmt verkehrt ist und diejenigen Forscher im Recht sind, welche Guanin und Lipochrom auch an den grünen Hautstellen jedes für sich in besonderen Zellen vorkommen lassen. Das Verdienst, diese Verhältnisse zum erstenmal über jeden Zweifel klar gestellt zu haben, gebührt Ficalbi.

Gehen wir zunächst auf die Angaben der beiden Richtungen näher ein. Für die Existenz von Xantholeukophoren haben sich ausgesprochen: Hering, Eberth, Bimmermann, Ehrmann, Biedermann, Siedlecki und im Anschluß an deren Originalarbeiten Gaupp, Hempelmann und Fuchs.

Hering (1869, S. 50 f.) sagt, daß die grüne Färbung der Haut bei *Rana esculenta* und *Hyla arborea* hauptsächlich durch die Anwesenheit von zweierlei Pigmentzellen bedingt werde, und zwar fänden sich an den grünen Hautstellen ziemlich dicht unterhalb der Epidermis unregelmäßig polygonale, dicht gelagerte gelbe Zellen und darunter sternförmige mit schwarzbraunem Pigment. Der Inhalt der gelben Zellen — das sind unsere Xantholeukophoren — bestehe aus einem in Alkohol und Aether löslichen gelben Fett und aus stark lichtbrechenden prismatischen farblosen Körnchen. Wird das Fett den gelben Zellen entzogen, berichtet Hering weiter, so bleiben die Körnchen zurück; die Zelle nimmt dann ein grauweißes Aussehen an und stellt sich ähnlich dar wie die an den ungefärbten Stellen der Haut vorkommenden sternförmigen Zellen, welche schon in frischem Zustande einen gleichen farblosen, körnigen, das Licht stark reflektierenden Inhalt zeigen. Ähnliche sternförmige Zellen finden sich auch an den rein gelben Stellen der Haut, aber dieselben enthalten außer den eben erwähnten Körnchen auch noch jenen gelben, durch Aether und Alkohol ausziehbaren Farbstoff. Durch schwache Kalilösung werden die prismatischen Körnchen in den gelben Zellen gelöst, während der gelbe Farbstoff in Tropfenform zurückbleibt. Bei Nahrungsentziehung schwindet dieses Fett teilweise.

Eberth (1869, S. 14 f.) findet bei *Hyla* an den grünen Hautstellen unter dem zarten Grenzsaum der Kutis eine nach Art eines platten Epithels angeordnete Lage rundlicher und polygonaler Zellen, deren Protoplasma außer dem Kern eine Menge punktförmiger grauer Körnchen enthält, die mit goldgelben Tröpfchen untermengt sind. Die gelben Tröpfchen lösen sich in Alkohol, die neben ihnen befindlichen interferierenden Körnchen dagegen leiden nicht durch Kochen mit Alkohol und Chloroform, werden dagegen rasch durch Kalilauge und Salzsäure zerstört. Sollten diese Zellen ihre Form verändern können, so sind

diese Kontraktionen nach Eberth außerordentlich schwach und erfolgen sehr langsam.

Bimmermann (1878, S. 27), der mit *Rana esculenta*, aber auch mit *Hyla* arbeitete, unterscheidet neben schwarzem Pigment in Zellen und dunkelbraunem, frei im Gewebe zerstreuten (? Sch.) ein „helles Pigment in Zellen mit grobgranulärem Inhalt“. Diese Zellen sind an den Seiten des Körpers spärlich, verästelt, anastomosierend; die Farbe ihres Pigments erscheint hell chromgelb; in manchen ist ein Kern deutlich. An der Vorderfläche des Schenkels sind die Zellen in großer Anzahl so gruppiert, daß sie den Ausführungsgang einer Hautdrüse einschließen. Sie haben hier die gewöhnliche grauweiße Farbe der Epithelzellen und in ihnen ist das orangefarbene Pigment an umschriebener Stelle angehäuft, während der Rest der Zelle grauweiß erscheint. Da an diesen Stellen keine Drüsenzellen vorkommen sollen und die Form der Zellen an jene erinnert, sollen nach Bimmermann diese Pigmentzellen nichts anderes sein als „Hautdrüsenepithelzellen“.

Ehrmann (1892, S. 523 f.) stellt Guanin und Lipochrom als die hellen Pigmente dem schwarzen gegenüber. Jene sollen in den polygonalen Zellen der Rückenhaut in einem Zellkörper vereinigt sein. An den Uebergangsstellen der Rückenhaut in die weiße Bauchhaut und auf dieser selbst wird das Guanin und hier und da auch das gelbe Pigment in eigenen, mehr verzweigten Zellen getrennt gefunden. Bei *Rana esculenta* ist die Form der Zellen etwas weniger polygonal als bei *Hyla*. Das Mengenverhältnis der hellen Pigmente ist bei *Hyla* sehr konstant, indem in jeder Zelle das weiße und das gelbe Pigment immer im selben Verhältnis vorhanden sind, während es bei *Rana esculenta* graue Individuen gibt, denen das gelbe Pigment größtenteils fehlt, und grüne, bei denen es reichlich vorhanden ist. Ehrmann nimmt an, daß diese beiderlei Pigmente verschiedene Lagen in der Zelle einnehmen können. Im grauen Zustande der Haut findet man das weiße und das gelbe Pigment so innig durcheinander gemischt, daß man die Körnchen schwer voneinander unterscheiden kann, während in dem gelbgrünen Zustande die Zellen an dem oberen Rande einen intensiv gelben Saum oder Reflex zeigen (S. 529). Der graue Zustand beruht also darauf, daß das gelbe Pigment in die Tiefe tritt und mit dem weißen sich mischt, der grüne darauf, daß sich eine größere Menge des gelben Pigmentes wieder an der Oberfläche der Zellen sammelt.

Biedermann (1892, S. 461 f.) beschreibt die Xantholeukophoren als rundliche oder undeutlich polygonale Zellen von gelber Farbe, die etwa nach Art eines Pflasterepithels ein Mosaik bilden, ohne daß jedoch die einzelnen Elemente sich unmittelbar berühren. Jede Zelle ist dicht erfüllt von rundlichen oder ovalen Körnchen, die in eigentümlicher Weise quer gestreift erscheinen, als ob sie aus einzelnen übereinander gelagerten Teilstücken aufgebaut wären. Eine deutlich kristallinische Struktur konnte Biedermann nicht wahrnehmen, obschon er bemerkt, das optische Verhalten weise darauf hin. Der Kern kennzeichnet sich als heller Fleck in der Mitte

des Zellkörpers. Außer diesen Körnchen enthält jede Interferenzzelle¹⁾ — so bezeichnet Biedermann im Anschluß an Brücke die Xantholeukophoren — noch ein goldgelbes Pigment in Form von größeren und kleineren Tropfen, welche je nach der Färbung der Haut sehr auffällige Lageveränderungen zeigen.

Bei vorherrschend grüner oder gelber Farbe bildet nach Biedermann in jeder Zelle die Schicht der Interferenzkörper eine scheibenförmige Unterlage, über der sich fast genau ihrer Ausdehnung entsprechend, das gelbe Pigment ausbreitet, so daß die Zelle gelb erscheint, ohne daß man die einzelnen diese Färbung verursachenden Tröpfchen deutlich sieht. Man kann sie aber leicht durch Auflösung der Guaninmassen in Kali- oder Natronlauge sichtbar machen. Die gelben Tröpfchen widerstehen der Einwirkung dieser Reagentien. Die Haut eines tintenschwarzen Laubfrosches, der durch Einwirkung höherer Temperatur sich rasch aufgehellt hat, unterscheidet sich von der Haut eines hellgelben Laubfrosches unter sonst gleichen Umständen vor allem durch die scharfe räumliche Sonderung der Interferenzkörner und des gelben Pigmentes, welches letztes nun nicht mehr diffus zerstreut über dem ersten liegt, sondern zu rundlichen Klumpen geballt, die Zwischenräume (!) zwischen den scheibenförmigen Massen der Interferenzkörner teilweise erfüllt. In jeder Zelle hat sich nämlich das gelbe Pigment zu einem Klumpen geballt, welchen man an den meisten Stellen von einer ungefärbten feinkörnigen Plasmamasse umschlossen und den Interferenzkörnern dicht angelagert findet, so daß es oft zweifelhaft erscheinen könnte, ob beides, die Interferenzkörner und das gelbe Pigment, wirklich nur Einschlüsse einer Zelle sind, oder ob es sich nicht um zwei verschiedene, aber dicht nebeneinander liegende Zellen handelt. (!) Obwohl nun Biedermann anführt, daß bei gewissen Fischen Interferenzkörner und gelbe Tröpfchen in völlig getrennten Zellen vorkommen, besteht nach ihm bei *Hyla* kein Zweifel, daß die Interferenzkörner und das

¹⁾ Hier möge eine historische Notiz über das Wort Interferenzzellen Platz finden. Brücke (1852) verstand unter diesem Namen zweierlei ganz verschiedene Dinge: bei dem Chamäleon (S. 195—196) in der Epidermis gelegene lufthaltige Zellen, die vermöge dieses Luftgehaltes zu Interferenzerscheinungen Veranlassung geben; diese Elemente sind die sog. Häutungszellen (vgl. W. J. Schmidt, 1917, S. 108 Anmerkung). Von diesen Elementen sagt Brücke (S. 196: „Diese Zellen will ich schlechtweg Interferenzzellen nennen.“ Von den Fröschen und insbesondere vom Laubfrosch berichtet Brücke etwas später (S. 196—197), daß hier unter der Epidermis aber über dem schwarzen Pigment Zellen liegen, deren feinkörniger kristallinischer Inhalt Interferenzerscheinungen bedingt (d. s. unsere Xantholeukophoren). Da Brücke auch hier von Interferenzzellen spricht, so ist die Bezeichnung in zweierlei, ganz verschiedener Bedeutung gebraucht und daher am besten fallen zu lassen.

gelbe Pigment Einschlüsse ein und derselben Plasmamasse darstellen. Biedermann kommt zum Ergebnis, daß die gelbe und hellgraue Färbung beim Laubfrosch hauptsächlich durch eine verschiedene räumliche Verteilung des in den Interferenzzellen enthaltenen gelben Pigmentes bewirkt wird, indem dieses letztere sich bald über größere Flächen gleichmäßig verbreitet, bald nur örtlich an beschränkten Stellen anhäuft und dann für die Gesamtfärbung bedeutungslos wird, die in diesem letzten Falle wesentlich durch die Interferenzkörnchen bedingt wird. Aber auch die Interferenzkörnchen erleiden hierbei gewisse Lageveränderungen: bei hellgelber Hautfarbe glitzern sie lebhaft in auffallendem Licht, während sie bei hellgrauen Fröschen ganz matt erscheinen; bei diesen drängen sich die Körnchen viel dichter zusammen, womit eine, wenn auch nicht sehr auffallende, Verkleinerung der Zellen Hand in Hand geht.

Gaupp (1904, S. 500) unterscheidet auf Grund der vorliegenden Arbeiten (im Literaturverzeichnis erwähnt er auch die Untersuchung Ficalbis!) Xanthophoren, die nur gelbes Lipochrom enthalten, Leukophoren, die nur Guaninkörnchen umschließen, und Xantholeukophoren, in denen das Lipochrom mit den Guaninkörnchen in denselben Zellen vorkommt, wobei er sich in der Bezeichnung Keller (1895, S. 147 f.) anschließt und für die Interferenzzellen Biedermanns im Sinne der Kellerschen Xanthophoren und Leukophoren die Bezeichnung Xantholeukophoren einführt. Diese Xantholeukophoren sollen sich an den grünen Hautstellen finden. Des weiteren bringt dann Gaupp die Angaben Biedermanns und Ehrmanns.

Hempelmann (1908, S. 8) schließt sich in seinen Ausführungen über die Chromatophorenverhältnisse beim Frosch ganz an Gaupp an und unterscheidet demnach Xanthophoren, Leukophoren und Xantholeukophoren, in welchen letzten Guanin und Lipochrom nebeneinander vorkommen sollen.

Schließlich ist noch Siedlecki (1909, S. 710) als Vertreter dieser Auffassung zu nennen. Beim javanischen Flugfrosch (*Polypedates reinwardtii*) findet er die von Biedermann beim Laubfrosch beschriebenen Verhältnisse und Vorgänge wieder. Die Xantholeukophoren liegen in einschichtiger, nur stellenweise zweischichtiger, Lage dicht unter der Epidermis. Etwa 6–8 von ihnen treten mit den Ausläufern einer Melanophore in Kontakt, die sich gewöhnlich unter der Xantholeukophorenschicht befinden; jedoch soll „das Umfließen der gelben Zellen durch die amöboiden Ausläufer der Melanophoren“ auf „präformierten Bahnen“ erfolgen und beim Braunwerden der Tiere soweit gehen, daß der ganze Plasmaleib samt dem Kern auf die Xantholeukophore „überwandert“ und unmittelbar unter die Epitheloberfläche zu liegen kommt (? Sch.). Die Xantholeukophoren sind gewöhnlich halbkugelig, mit der flachen Seite dem Epithel angeschmiegt. Wo sie dichter liegen, werden sie durch gegenseitigen Druck in mehr prismatische Gebilde umgewandelt; jedoch bleibt der untere, dem Korium zugewandte Teil derselben immer halbkugelig. Die Zellen enthalten

in regelmäßigen parallelen Schichten die Guaninkörnchen und außerdem das gelbe Lipochrom zwischen diesen Schichten (vorwiegend im unteren Teil der Zellen) in der Form vom Tröpfchen. Dicht an der Oberfläche der Xantholeukophoren liegt der linsenförmige Kern.

So verhalten sich nach Siedlecki die Dinge an den dunklen Hautstellen; an den hellgefärbten dagegen sind die Xantholeukophoren in ellipsoideale Gebilde umgewandelt, deren Kern als kompakter Körper tief unten im Plasma liegt. Zwischen beiden Zuständen finden sich Uebergänge. Daraus schließt Siedlecki, daß die Xantholeukophoren ihre Gestalt verändern können und dabei der Kern von ihrer Oberfläche in die Tiefe des Plasmas wandert. Bei dieser Wanderung des Kernes werden die parallelen Lamellen stark umgebogen, so daß sie in einer Zelle, deren Kern sich schon ganz unten befindet, einige Anhäufungen bilden, an denen nur noch Spuren der konzentrischen Schichtung sichtbar sind. Die glitzernden Guaninkörnchen befinden sich in den ausgebreiteten Zellen vornehmlich in der nächsten Umgebung des Kernes, wogegen die tieferen Schichten von dem Lipochromtröpfchen eingenommen sind. Die Guaninkörnchen geben den Zellen einen bläulichen Schimmer, der noch dadurch verstärkt wird, daß sich der stark lichtbrechende Kern über demselben befindet. Der gelbe Farbstoff ist vorwiegend unter den Körnchen ausgebreitet; bei dieser Lage muß also die blaue Färbung überwiegen und eine intensive dunkelbläulichgrüne Hautfarbe daraus resultieren. Sobald jedoch die Kerne der Xantholeukophoren in die Tiefe der Zellen gewandert sind, werden die Guaninkörnchen infolge der Verschiebung des Plasmas von den gelbes Pigment führenden Schichten überdeckt; auf diese Weise entsteht die lichte gelbgrüne Hautfarbe.

Diesen sehr bestimmt gehaltenen Äußerungen Siedleckis gegenüber muß ich eine gewisse Zurückhaltung beobachten, weil sie einen Frosch betreffen, der unseren heimischen Formen schon ferner steht. Siedleckis Schnittbilder geben eigentlich nur über das Verhalten des Guanins Aufschluß. Sollten seine Angaben über das Nebeneinander von Lipochrom und Guanin in derselben Zelle auf Beobachtungen am lebenden Objekt beruhen, so dürfte auch hier unbedingt eine Nachprüfung notwendig werden, nachdem sich herausgestellt hat, daß bei unseren einheimischen, so viel untersuchten Fröschen gewandte Beobachter bei der Deutung der Xantholeukophoren sich getäuscht haben.

Fuchs (1914, S. 1483) stellt zusammenfassend die Verhältnisse so dar, daß ein Teil der älteren Forscher den komplizierten Bau der Xantholeukophoren nicht immer richtig erkannt habe, in dem sie diese Zellen in zweierlei Elemente unterschieden, was neuerdings Ficalbi wieder im Gegensatz zu Ehrmann und Biedermann annehme. Da Fuchs Ficalbis Arbeit nicht im Original zugänglich war, begnügt er sich mit einem einfachen Hinweis auf dessen Angabe und betont, daß das Verdienst, den richtigen Sachverhalt erkannt zu haben, Hering gebührt. Fuchs vertritt also durchaus den Standpunkt Biedermanns und Ehrmanns. — Die Abbildungen von Ehrmann und Biedermann sind in die zusammenfassende Literatur übergegangen (Gaupp, Hem-

pelmann, Fuchs) und haben die irrige Auffassung von der Existenz der Xantholeukophoren befestigt.

Für eine Verteilung von Guanin und Lipochrom auf zweierlei Zellen sind v. Wittich, vielleicht auch Winkler und Pouchet vor allem aber Ficalbi und im Anschluß an den letzten van Rynberk in seiner zusammenfassenden Darstellung eingetreten.

v. Wittich (1854 a, S. 42 u. f.) hat zweifellos die guaninhaltigen und lipochromhaltigen Zellen auch an den grünen Hautstellen auseinander halten können. Er unterscheidet beide als gelbe Pigmentzellen und als Interferenzzellen, gibt aber (im Gegensatz zu Hering und anderen, s. o.!) an, daß beide sehr schnell sowohl durch Säuren als durch Alkalien zerstört werden. Doch neigt er zur Annahme, daß beide Zellarten nur Entwicklungszustände ein und derselben Zellform seien, einmal auf Grund des erwähnten mikrochemischen Verhaltens, dann aber auch deshalb, weil überall da, wo gelbe Zellen auftreten, unter Umständen statt derselben Interferenzzellen vorkommen können. Diese Meinung vertritt v. Wittich auch in einer späteren Arbeit (1854 b, S. 259), indem er sagt: „Wie ich schon früher angab, scheinen diese Interferenzzellen in einem gewissen genetischen Zusammenhange mit den gelben Fettzellen zu stehen, nicht allein, daß wir unter den Erscheinungen einer Art Atrophie die gelben Zellen fast ganz verschwinden sehen und an ihrer Stelle die sehr geschrumpften Interferenzzellchen finden, bekommt man auch sehr oft unter ganz normalen Verhältnissen gelbgefüllte Zellen zur Beobachtung, die noch nebenher kristallinische Flitterchen enthalten und es diesen verdanken, daß sie bei durchfallendem Lichte teilweise undurchsichtig, bei auffallendem teils gelb, teils auf weißem Grunde schillernd erscheinen.“ Nach solchen Äußerungen zu schließen, läßt v. Wittich auch das gleichzeitige Vorkommen von Guanin und Lipochrom in einer Zelle zu und kann demnach nur mit Einschränkung als ein Vertreter der zweiten Richtung betrachtet werden.

Pouchet (1876, S. 55 f.) weist in der grünen Haut der Frösche Lipochrom (pigment jaune) und Guanin offenbar verschiedenen Zellen zu. Das ölartige, gelbe, in Alkohol lösliche Pigment bilde Tropfen in den Chromatophoren, die bei der Präparation sehr groß werden. Doch sei es schwer, die Zellen, welche dieses gelbe Pigment enthalten, einzeln zu beobachten, wenigstens beim erwachsenen Tier.

Winkler (1910 a, S. 256), der hier zunächst genannt werden soll, dem aber Ficalbis Arbeit bekannt ist, entscheidet sich nicht klar für diesen Autor oder für Biedermann, sondern empfiehlt, „aus praktischen Gründen“ nicht drei Schichten von Pigmentzellen (Xanthophoren, Leukophoren, Melanophoren), wie Ficalbi will, sondern nur zwei, Xantholeukophoren, mit Guanin und Lipochrom erfüllt, und Melanophoren zu unterscheiden. Auch an einer anderen Stelle (1910 b, S. 626) zeigt Winkler die gleiche Unentschiedenheit: er führt in der Rückenhaut zwei oberflächliche Schichten, Xanthophoren und

Leukophoren, und darunter eine tief liegende Schicht von Melanophoren an. Doch spricht er wenige Zeilen danach wieder von Xantholeukophoren (S. 627). Aus den Abbildungen läßt sich keine Klarheit über die Stellungnahme des Autors zu unserer Streitfrage gewinnen.

van Rynberk (1906, S. 493) ist der einzige Autor, welcher die nun anzuführenden Angaben Ficalbis (1896) richtig gewürdigt hat, sehr wahrscheinlich deshalb, weil ihm (im Gegensatz zu Fuchs) die Arbeit im Original vorlag und er wohl auf Grund der Abbildungen zur Ueberzeugung kommen mußte, daß diese Beschreibung „eine sehr wertvolle Berichtigung der Biedermannschen Untersuchung“ bilde. van Rynberk gibt den im folgenden wiederholten, anscheinend wörtlich übersetzten Auszug aus Ficalbis Monographie. Ficalbi unterscheidet in der oberen Schicht der Kutis nicht zwei Lagen von Pigmentzellen, wie Biedermann, sondern drei: „Die erste oder oberflächliche Schicht besteht aus sphärischen Chromatophoren mit deutlichem Kern. Sie sind sehr nahe aneinander gelagert, aber berühren sich nicht, so daß enge reelle oder virtuelle Spalten zwischen ihnen übrig bleiben. Auf einem Querschnitte erscheinen sie in der Mitte am dicksten; bei der Flächenansicht zeigen sie aber eine vieleckige Zellform, einem platten Epithel ähnlich. Diese Chromatophoren sind gelb, meist goldgelb oder zitronengelb, und der Farbstoff ist in zahlreichen feinen Tropfen enthalten. Die zweite oder mittlere Schicht besteht ebenso aus sphärischen Chromatophoren mit deutlichem Kern. Ihre Größe ist jener der über ihnen gelagerten gleich und sie erscheinen in den Querschnitten halbmondförmig, weil ihre obere Fläche nach oben konkav ist und ein Bett bildet, worin je eine Chromatophore der oberen Schicht gelagert ist. Sie sind von violetter Farbe, wie der Bodensatz des Weines, sind aber irideszierend und können andere Farben zeigen. Ihr Farbstoff ist in großen Körnchen enthalten, welche untereinander in den Pigmentzellen zu einer Art Farbenspiel Veranlassung geben. Die dritte Schicht ist jene der schwarzen Chromatophoren. Diese haben einen kernhaltigen Körper (der Kern ist oft schwer zu sehen) und verzweigte Fortsätze. Sie bilden eine sparsame Schicht, da die Körper der schwarzen Pigmentzellen einander nicht berühren. Die Fortsätze tun es aber und daher sieht man auf den Querschnitten eine kontinuierliche, unter die beiden beschriebenen Chromatophorenschichten gelagerte schwarze Schicht. An Flächenpräparaten sieht man aber, daß die Schicht in der Tat sparsam ist, so daß nur je eine schwarze Chromatophore mehreren darüber gelagerten entspricht.“

Leider konnte auch ich Ficalbis Arbeit (erschieden in Atti della R. Accademia Peloritana in Messina, 1896) nicht im Original einsehen, sondern meine Kenntnis derselben erstreckt sich auf das, was van Rynberk darüber sagt. Das vorstehende Zitat ergibt aber im Vergleich mit meinen eigenen Befunden unzweifelhaft, daß Ficalbi die eigentümliche Form und Lagebeziehung der zu einer scheinbaren Xantholeukophore vereinigten

Xanthophore und Guanophore richtig erkannt hat ¹⁾. Diese Feststellung ist aber, in der deutschen Literatur wenigstens, nicht zur Anerkennung gelangt, obwohl die Arbeit Ficalbis schon mehr als 20 Jahre zurückliegt, eben weil sie an so schwer zugänglicher Stelle erschien. Da meine Befunde ganz unabhängig von denen Ficalbis gemacht wurden — ich lernte die bei van Rynberk zitierte Stelle aus Ficalbi erst genauer kennen, nachdem ich meine Beobachtungen abgeschlossen hatte und mich in die literarische Seite der Frage vertiefte — und da sie ferner in mancher Hinsicht eine Ergänzung der Ficalbischen darstellen dürften, so wird die folgende Mitteilung wohl willkommen sein.

Eigene Untersuchungen.

Schon seit Jahren hatte ich Zweifel an der Richtigkeit der Ehrmann-Biedermannschen Auffassung — als solche will ich die eingangs erwähnten Anschauungen kurz bezeichnen — und zwar aus folgenden Gründen. Bei den Reptilien kommt die grüne Farbe in folgender Weise zustande; eine Lage lipochromführender Zellen (Lipophoren = Xanthophoren) ist über einer Lage guaninhaltiger Zellen (Guanophoren = Leukophoren) ausgebreitet; darunter folgt noch eine Schicht von Melanophoren, die einen schwarzen Hintergrund liefert, vor dem die Guanophoren in auffallendem Licht blau erscheinen. Diese blaue Farbe wird durch die Ueberdeckung mit Gelb in Grün verwandelt. Wäre also die Ehrmann-Biedermannsche Auffassung richtig, dann läge das eigentümliche Verhalten vor, daß der auf der Ueberlagerung zweier bestimmter Substanzen (Guanin und Lipochrom) beruhende färberische Effekt in dem einen Falle (Amphibien) durch schichtweises Ueberlagern der beiden Stoffe in einer Zelle, im anderen Falle (Reptilien) durch Uberschichtung der gleichen farberzeugenden Stoffe in zwei übereinandergelegenen Zellschichten hervorgerufen würde.

Ferner ist zu bedenken, daß Guanin und Lipochrom chemisch

¹⁾ Hinsichtlich der Deutung des Inhaltes der Guanophoren (Leukophoren) scheint Ficalbi weniger das Richtige getroffen zu haben. Möchte man doch vermuten, daß er hier an ein richtiges Pigment denkt, da er von „Farbstoff“ spricht (s. obiges Zitat); andererseits hebt er allerdings auch das Irisieren dieser Zellen hervor.

sehr verschiedene Körper sind; daß sie nebeneinander in derselben Zelle gebildet werden, ist zwar von vornherein nicht unmöglich, aber insofern unwahrscheinlich, als bei Fischen, worauf ja schon Biedermann (s. o.) hingewiesen, und Reptilien durchweg Guanin und Lipochrom auf zweierlei typisch verschiedene Zellen verteilt sind¹⁾. Dazu kommt noch, daß auch beim Laubfrosch neben den Xantholeukophoren Xanthophoren — einzig mit Lipochrom — und Leukophoren — nur mit Guanin allein — vorkommen (s. o. Ehrmann). Soll unter diesen Umständen die Vermutung nicht nahe liegen, daß Ficalbi doch recht hat, und die Xantholeukophoren eine Kombination von Xanthophoren und Leukophoren darstellen?

Zu diesen durch morphologische Gründe erweckten Zweifeln kommt noch die physiologische Schwierigkeit sich vorzustellen, daß die Guanin- und Lipochrommassen in den Xantholeukophoren sich bei den intrazellulären Verlagerungen des Lipochroms (s. o. Biedermann) nicht regellos miteinander vermischen, oder wenn eine solche Vermengung eingetreten ist (was nach Ehrmann und Siedlecki vorkommen soll s. o.), sich wieder reinlich zu scheiden vermögen. Alle diese Schwierigkeiten fallen hinweg, wenn Guanin und Lipochrom sich in verschiedenen Zellen befinden.

So ging ich denn mit der festen Erwartung an die Untersuchung heran, daß die Xantholeukophoren des Laubfrosches keine einheitliche Zellform darstellen, sondern durch Ueberlagerung von Xanthophoren und Leukophoren vorgetäuscht werden. Diese Erwartung bestätigte sich vollkommen.

Als Untersuchungsobjekt diente mir ein männlicher Laubfrosch, der beim Töten eine schöne grüne Farbe hatte. Alle folgenden Angaben beziehen sich demnach auf den grünen Zustand der Haut. Ich bemerke ausdrücklich, daß gewisse andere Farbtöne (silbergrau) sich hinsichtlich der Anordnung von Guanin und Lipochrom in der Haut wesentlich vom grünen Zustand unterscheiden; doch bleiben unter allen Umständen — und das ist hier der wesentliche Punkt — Guanin und Lipochrom auf verschiedene Zellen verteilt.

¹⁾ Nur Wagner (1911, S. 28) berichtet, er habe Guanin und Lipochrom bei (sehr jungen) Forellen in derselben Zelle nebeneinander beobachtet; allerdings läßt er hinsichtlich der Guaninnatur der beobachteten Körnchen Zweifel offen.

Zunächst prüfte ich grüne Hautstücke, vornehmlich von der Dorsalseite des Oberschenkels, die dem soeben getöteten Tier entnommen waren, möglichst glatt, mit wenig Wasser und die Epidermis nach oben auf dem Objektträger ausgebreitet, unter starken Vergrößerungen in Flächensicht. Man kann hierbei sehr gut Immersionen benutzen, wenn man für hinreichend starke Beleuchtung Sorge trägt. Bei Anwendung einer Liliputbogenlampe von Leitz, die mit Gleichstrom von 3—4 Ampere gespeist wurde, ergab der Zeißsche Apochromat 2 mm N. A. 1.30 mit Kompensationsokular 4 oder 8 ausgezeichnete Bilder. Ein Entfernen der Epidermis oder Anwendung aufhellender Flüssigkeiten (Glycerin) ist vollkommen überflüssig.

Die Xantholeukophoren erscheinen in solchen Präparaten an grünen Hautstellen als rundlich-polygonal umgrenzte Gebilde, die bei der starken Beleuchtung (unter schwächeren Vergrößerungen) in prächtigen Interferenzfarben erstrahlen. Untersucht man sie mit starken Objektiven, so lassen sich deutlich 2 horizontal übereinandergeschichtete, verschiedenartige Anteile dieser Elemente unterscheiden: bei hoher Einstellung, also bei Untersuchung der der Epidermis zugewandten Seite, gewahrt man sehr dichtliegende, selbst bei tausendfacher Vergrößerung immer noch klein erscheinende, gelbe Körnchen, das Lipochrom; beim Senken des Tubus gelangt man dagegen in ein Gebiet, das mit viel gröberen körnigen Massen erfüllt ist, die aus Guanin bestehen. Während sich in den Guaninmassen fast immer eine helle Stelle auffinden läßt, die dem Ort des Kernes entspricht, sucht man gewöhnlich im Niveau der gelben Körnchen, des Lipochroms, vergeblich nach der Andeutung eines Kernes.

Sehr eigentümlich und meiner Erwartung zunächst entgegen war die Tatsache, daß die Areale der zu einer „Xantholeukophore“ gehörigen Guanin- und Lipochrommassen sich in ihrem Umfang genau decken, was ja auch Biedermann hervorhebt (s. o.). Wenn es sich um die Ueberlagerung einer Guanophorenschicht durch eine Lipophorenschicht handeln sollte, wie ich annahm, war es sehr erstaunlich, daß doch zwischen den Lipophoren und den Guanophoren derartig enge räumliche Beziehungen bestehen, wie sie sich aus der genauen Einhaltung des gleichen Areals übereinandergelegener Zellen unzweifelhaft zu erkennen gaben. So einfach wie bei den Reptilien, bei denen der letzt erwähnte Umstand nicht festzustellen

ist, konnten demnach die Verhältnisse hier nicht liegen. Andererseits beobachtete ich aber im Uebergangsgebiet von grünen zu gelben Hautstellen (= vom Rücken zu den Körperseiten), daß allmählich diese enge Beziehungen zwischen Lipochrom- und Guaninverteilung in den „Xantoleukophoren“ verloren gehen: man sieht nämlich einzelne Elemente, in denen die Masse der gelben Lipochromkörnchen sich nach Art von Ausläufern über das Gebiet der zugehörigen Guaninmasse hinaus erstreckt und solche Zustände führen schrittweise über zu einer vollständigen Trennung von Guanophoren und Lipophoren, wie sie schon E h r m a n n (s. o.) bekannt war.

Man kann die bisher geschilderten Verhältnisse auch an Hautstücken beobachten, die kurz mit absolutem Alkohol und Xylol behandelt, dann in Balsam übergeführt werden. Der Lipochromfarbstoff bleibt in solchen Totalpräparaten wenigstens eine kurze Zeit erhalten.

An zweiter Stelle untersuchte ich 20 μ dicke Kohlenensäure-Gefrierschnitte von der grünen Haut der Dorsalseite des Oberschenkels, die 12 Stunden in 10 % Formol fixiert worden war. Formol erhält die gelbe Farbe, wenn der Farbstoff auch nicht unverändert bleibt, insfern als die Körnchen viel größer sind, als sie im überlebenden Objekte und im eben erwähnten, kurz mit Alkohol fixierten Totalpräparat erscheinen; man gewinnt den Eindruck, daß die kleinen Lipochromtröpfchen zu größeren zusammengefloßen sind. Um gute Schnitte durch die dünne Haut zu erhalten, bildete ich aus einem Hautstückchen eine Rolle und schnitt diese senkrecht zu ihrer Längsachse. Die Schnitte rollten sich, in Wasser untersucht, wieder ab und zeigten sehr schön in jeder „Xantholeukophore“ die beiderlei Substanzen horizontal übereinander geschichtet, das gelbe Lipochrom in Form eines Streifens an der Epidermisseite, darunter die kristallinen Guaninmassen (Fig. 1, Taf. IV). Die Grenze der beiden Stoffe ist absolut scharf, allerdings nicht ganz geradlinig. Niemals konnte ich eine Vermengung beider Substanzen, wie sie doch zu erwarten wäre, wenn sie in ein und derselben Zelle beieinander lägen, und auch von E h r m a n n gefordert wird (s. o.), beobachten. Ferner traten jetzt, nach der Formolfixierung, an vielen Stellen innerhalb der gelben Lipochrommassen unzweifelhaft kenntlich, Zellkerne hervor. Die Stellen der Kerne in den Guaninmassen, die am Flächenpräparat der Haut so leicht festzustellen waren, konnte ich hier

nicht regelmäßig beobachten, dafür waren die Schnitte zu dick; jedoch gewährte ich an einzelnen Stellen, daß innerhalb einer „Xantholeukophore“ sowohl im gelben Pigment als auch im Guanin je ein Kern lag, somit auf jedes Element zwei Kerne entfallen. Diese Tatsache zusammengehalten mit der guten Abgrenzung der beiderlei Substanzen zeigt wohl schon überzeugend, daß jede „Xantholeukophore“ eine Kombination zweier Zellen, einer Xanthophore und einer Leukophore, darstellt.

Im Gefrierschnitt waren die engen Beziehungen zwischen einer Guanophore und der darüber gelegenen Xanthophore, die sich in der Einhaltung des gleichen Arenals in der Flächenansicht ausprägten (s. o.), noch besser zu erkennen (Fig. 1, Taf. IV). Jede Lipophore sitzt ihrer Guanophore wie eine Kappe auf. Die Lipophore (X) springt etwas konvex gegen die Epidermis und gegen die Guanophore vor, so daß ihre Gestalt etwa als linsenförmig bezeichnet werden kann. Die Guanophore (L) ist auf ihrer Oberseite entsprechend ausgehöhlt, auf ihrer Unterseite gerundet und gegen die Melanophoren (M) vorgedrängt. Diese innige Beziehung, welche offenbar zwischen je einer Leukophore und einer Xanthophore besteht, läßt sich einigermaßen den Kombinationen von verschiedenartigen Farbzellen vergleichen, wie sie von Ballowitz (1913 a und c) bei Fischen beschrieben worden sind. Wenn diese räumliche Beziehung der beiderlei zu einer „Xantholeukophore“ vereinigten Zellen auch nicht vollkommen erklärt werden kann, so wird sie doch verständlicher durch die Tatsache, daß zwischen den „Xantholeukophoren“ die sogenannten aufsteigenden Fasern der Lederhaut zur Epidermis emporstreben und somit gewissermaßen kleine Fächer gebildet werden, die in gleicher Weise den Xanthophoren und den Leukophoren zur Ausfüllung zur Verfügung stehen.

Ich versuchte auch, derartige Gefrierschnitte, ungefärbt oder leicht mit Thionin gefärbt, in Balsam zu überführen; doch war trotz beschleunigter Behandlung das gelbe Pigment stets verschwunden. Dieser Unterschied gegenüber dem Totalpräparat (s. o.) ist wohl so zu erklären, daß an den Schnitten Alkohol und Xylol viel leichter Zutritt zum Pigment haben, als an ganzen Hautstücken, und der Farbstoff mit ständig wechselnden Mengen des Lösungsmittels in Berührung kommt, ferner auch wohl durch die Formol-

behandlung und das Gefrieren, wodurch eine Veränderung (Verklumpung) der Lipochromgranula hervorgerufen wird.

Schließlich stellte ich Paraffinschnitte her, zum Teil von formolfixierten Objekten, zum Teil von Hautstücken, die 12 Stunden lang mit einmal gewechseltem starken Flemmingschen Gemisch behandelt waren. Die letzte Fixierung erwies sich für die feinere Erhaltung der Lipophoren und Guanophoren vorteilhafter als die Formolbehandlung; doch konnten auch bei dieser die wesentlichen Verhältnisse durchaus deutlich erkannt werden. Zum Färben gebrauchte ich in beiden Fällen Thionin-Eosin, Delafields Hämatoxylin-Eosin oder van Giesons Gemisch, Polychromes Methylenblau nach Unna, Pappenheims Methylgrün-Pyronin, schließlich Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, sei es allein oder in Verbindung mit Eosin oder van Giesons Gemisch. Am vorteilhaftesten von diesen Färbungen waren Thionin-Eosin und die Eisenhämatoxylinmethode mit den genannten Kombinationen; die letzte hat allerdings den Nachteil, daß die Guaninmassen durch längere Behandlung mit der Eisensalzbeize mehr oder minder aufgelöst werden. Für deren Untersuchung eignen sich daher mehr die vorgenannten Färbungen, vor allem Thionin-Eosin, Delafields Hämatoxylin in Verbindung mit Eosin oder van Giesons Gemisch; auch Pappenheimsche Färbung gibt hübsche Präparate unter Erhaltung des Guanins. Die Schnittdicke betrug durchweg 10μ . Sowohl Quer- als Flachschnitte der Haut kamen zur Untersuchung.

Beginnen wir mit der Betrachtung eines mit Thionin und Eosin gefärbten Querschnittes durch die Rückenhaut (Fig. 2, Taf. IV). Dicht unter der Epidermis (E), nur durch die dünne kollagene Grenzlamelle von ihr getrennt, liegt in sehr regelmäßiger Anordnung eine einfache Schicht von Doppelzellen, von „Xantholeukophoren“. Durch ihre Größe, Form und Färbung heben sie sich auffallend von allen anderen Elementen der Kutis ab. Jede Doppelzelle setzt sich zusammen aus einer zart bläulichgrün gefärbten Xanthophore (= Lipophore, X, Fig. 2, Taf. IV) und einer gelblichen Leukophore (= Guanophore, L).

Jede Xanthophore (X, Fig. 2, Taf. IV) hat die Form einer dicken bikonvexen Linse, deren obere Fläche gegen die Epidermis vorspringt, während die untere, stärker gewölbte, von der Guanophore (L) umfaßt wird. Die Lipophoren stehen dicht aneinander und

sind nur durch feine Bindegewebssepten getrennt, welche von der kollagenen Grenzlamelle abgehen. Hin und wieder findet sich in diesen Septen der kleine Kern einer Bindegewebszelle (vgl. Fig. 2, Taf. IV, zwischen den beiden mittleren Doppelzellen). Durch dieses dichte Aneinanderlagern der Zellen kommt vielfach der Rand der Linse in Wegfall, und, wie die Flachschnitte lehren (s. u.), bedingt dieses enge Aneinanderschließen der Xanthophoren ihre gegenseitige polygonale Begrenzung.

Der zweite Bestandteil der Doppelzelle, die Leukophore (L, Fig. 2, Taf. IV), erscheint im Schnitt halbmondförmig und schmiegt sich der unteren stärker gewölbten Fläche der Xanthophore an. Räumlich betrachtet ist die Leukophore becherförmig; die Höhle dieses Bechers wird von der Xanthophore ausgefüllt.

Die Xanthophoren und die Leukophoren einer jeden Doppelzelle sind nicht durch Bindegewebslamellen voneinander geschieden, während solche feinen Häutchen benachbarte Doppelzellen voneinander trennen.

Faßt man die ganzen Doppelzellen (an grünen Hautstellen) ins Auge, so erscheint der Anteil der beiderlei Farbzellen daran im Querschnitt der Haut etwas verschieden. Gewöhnlich ist die Xanthophore voluminöser, die Leukophore weniger umfangreich. Dieses Verhalten gilt vor allem für die Rückenhaut. In der Haut von der Dorsalseite des Oberschenkels sieht man vielfach das Gegenteil davon; aber auch in der Rückenhaut finden sich gelegentlich ähnliche Vorkommnisse.

Unter den Guanophoren folgen die Melanophoren (M, Fig. 2, Taf. IV), die mit ihren Ausläufern guirlandenartig die Unterseite jener einfassen. In meinen Präparaten ist ihr Pigment ziemlich stark geballt und ihre Ausläufer lassen sich, pigmenterfüllt, nur bis zum Becherrand der Guanophore verfolgen, indem sie sich in die Lücken hineinschieben, welche zwischen den Halbmonden frei bleiben. Da die Doppelzellen bei dem geschilderten Zustand der Melanophoren in ihrem oberen Teil dicht aneinander stoßen, muß ihre Form eine andere sein, wenn die Ausläufer der schwarzen Pigmentzellen vollständig mit Pigment erfüllt sind: sie werden alsdann von den Seiten her durch das gegen die Epidermis vorflutende Pigment zusammengedrückt und müssen somit in der Richtung senkrecht zur Hautfläche an Ausdehnung zunehmen. Solche Formveränderung hat ja auch Biedermann (s. o.) aus dem Studium der

Flächenansicht erschlossen; in der Tat ist das Aussehen der Xantholeukophoren bei gewissen Färbungszuständen der Haut wesentlich von dem hier geschilderten verschieden.

Ganz ähnlich wie bei Thionin-Eosin-Färbung bietet sich das Bild eines mit Eisenhämatoxylin gefärbten Querschnittes dar (Fig. 3, Taf. IV), nur daß die Leukophoren weniger auffallen, weil ihr Inhalt, das in durchfallendem Licht im Schnitt gelbliche Guanin, sich gar nicht mehr oder nur schwach erkennen läßt. Ein gewisser Unterschied der beiden Schnitte (Fig. 2 u. 3, Taf. IV) liegt darin, daß bei dem letzten die Becher der Leukophoren im Allgemeinen näher ans Epithel heranreichen, bisweilen die kollagene Grenzlamelle berühren. Die Ausläufer der Melanophoren treten aber auch hier nicht bis an die Epidermis heran.

Gehen wir nun auf den Bau der einzelnen Komponenten der Doppelzellen näher ein. Die Xanthophoren sind bei Fixierung mit Flemmings Gemisch und Färbung nach Pappenheim, oder mit Thionin-Eosin zart grünlichblau gefärbt, bei Tinktion mit Delafields Hämatoxylin rötlichblau, bei Eisenhämatoxylinbehandlung merklich dunkler als die Leukophoren. Sie besitzen einen bläschenförmigen Kern mit ein bis zwei Nukleolen und spärlichen kleinen Chromatinbröckchen. Der Kern ist gewöhnlich parallel zur Ebene der Haut abgeflacht und liegt in der Mitte der Zelle (Fig. 5 u. 7, Taf. IV). Gar nicht so selten findet man statt eines Kernes zwei nahe beieinandergelegene (Fig. 4 und 8, auch zwei Zellen in Fig. 3, Taf. IV).

Das Plasma der Xanthophoren erscheint bei Thionin-Eosin-Färbung fast homogen (Fig. 4 u. 5, Taf. IV), bei Eisenhämatoxylinbehandlung dagegen vor allen in der Umgebung des Kernes mehr oder minder deutlich gekörnt (Fig. 7—9, Taf. IV). Oefter (Fig. 10, Taf. IV) war das Plasma gleichmäßig mit kleinen dicht gelegenen deutlich erkennbaren Granula erfüllt. Das konnte ich bei Eisenhämatoxylinfärbung nur ziemlich selten aber dann ganz klar beobachten, während bei Färbung mit Delafields Hämatoxylin dieses Verhalten allgemein aber weniger deutlich kenntlich war. Da die gelbe Färbung aus den Schnitten stets verschwunden ist, kann es sich nicht um die in Alkohol löslichen Lipochromgranula handeln, sondern es liegt eine davon abweichende Körnung vor, die bei der Beobachtung des überlebenden Objektes meist nicht festzustellen ist. Es ist vielleicht nicht überflüssig, zu betonen, daß die Körnchen

kein Guanin sind. Ob sie vielleicht Vorstufen der gelben Körnchen darstellen, müssen weitere Untersuchungen lehren. Es sind aber zweifellos die Körnchen, welche B i e d e r m a n n (s. o.) als u n g e f ä r b t e, feinkörnige Plasmamasse bezeichnet und auch in seinen Abbildungen (Taf. XI, Fig. 2) angedeutet hat.

Daß den Xanthophoren Zentriolen zukommen, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten. Oefter sah ich in der Nähe des Kernes einzelne kleine Körnchen oder auch ein Doppelkörnchen (Diplosom), das sich mit Eisenhämatoxylin stärker färbte als die anderen körnigen Einlagerungen des Plasmas. Doch habe ich dies Gebilde nicht mit der Regelmäßigkeit gefunden, daß ich seine Natur als Zentriol über allen Zweifel sicher stellen könnte.

Noch ein paar Worte über die Zweikernigkeit der Xanthophoren. Ob diese zwei Kerne auf mitotischem oder amitotischen Wege aus dem ursprünglich in Einzahl vorhandenen Kerne hervorgehen, läßt sich aus den morphologischen Verhältnissen nicht entnehmen. Ist aber ein Analogieschluß auf die zweikernigen Melanophoren bei Urodelen und Reptilien erlaubt, so liegt die Wahrscheinlichkeit mitotischer Entstehung vor. (Vgl. Pernitzsch 1913, S. 173, Schmidt 1917, S. 139.) Zweikernige Xanthophoren sind bis jetzt noch selten beobachtet. Bei Reptilien (Lacerta) fand ich sie immer einkernig (Schmidt 1917, S. 182). Doch beschreibt Ballowitz (1913 c, S. 546), daß bei Knochenfischen (Gobiiden) die Xanthophoren wie die Melanophoren gewöhnlich zweikernig sind; andererseits aber berichtet Ballowitz (1913 b, S. 298), daß in den Rotzellen von Mullus (Lipophoren mit rotem Pigment) immer nur ein Kern vorkommt. In betreff der Zellen mit rotem Lipochrom bei den Gobiiden konnte Ballowitz (1913 c, S. 549) nicht zu einem abschließenden Urteil über die Kernverhältnisse gelangen.

Die Leukophoren sind vor allem durch ihren Guanininhalt gekennzeichnet. Während am Gefrierschnitt und am Totalpräparat das Guanin mehr als kleine unregelmäßige, ziemlich große Körnchen erscheint (Fig. 1, Taf. IV), zeigt es auf den Schnitten seine wahre Gestalt. Es bildet nämlich kleine, dünne Täfelchen (Fig. 4 u. 5, Taf. IV), die gruppenweise mit ihren Flächen übereinandergeschichtet sind (vgl. oben B i e d e r m a n n, der eine Andeutung dieser Verhältnisse sah). Wenn auch keine bestimmte Anordnung dieser Gruppen von Kristallplättchen besteht, so sind

sie doch im allgemeinen so gelagert, daß ihre Fläche der Außen- und der Innenwand des Bechers parallel gerichtet ist. Auf den Schnitten erscheinen sie stäbchenförmig; es handelt sich aber nicht um Nadeln, da man punktförmigen Querschnitten in entsprechender Verteilung nicht begegnet. Vielmehr führt der Vergleich der Totalpräparate mit den Schnittbildern zur Ueberzeugung, daß hier kleine Plättchen vorliegen müssen.

Neumann (1909, S. 566 f.) hat zuerst bei Amphibien deutliche Guanintäfelchen beobachtet und zwar in Guanophoren des Bauchfells vom Frosch. Ich kann für das Bauchfell der Salamanderlarve diese Beobachtungen durchaus bestätigen.

In den Eisenhämatoxylinpräparaten (Fig. 7 u. 8, Taf. IV) ist meist vom Guanininhalt in den Leukophoren nur eine undeutliche Streifung zurückgeblieben; der kristallinische Inhalt der Zellen ist gelöst und deshalb erscheinen sie bei dieser Färbung wesentlich heller als die Xanthophoren.

Der Kern der Guanophoren (Fig. 4 u. 8, Taf. IV) ist entsprechend der Becherform der Zelle gestaltet, also etwas abgeplattet, ferner wohl oft kleiner als der Kern der Xanthophoren und gewöhnlich etwas mehr dem Unterrand der Zelle genähert. In einigen Fällen, aber sehr viel seltener als bei den Xanthophoren, fand ich zwei Kerne in einer Leukophore (Fig. 7, Taf. IV). Zweikernige Guanophoren sind bisher wohl nirgends bekannt geworden.

Sichere Anhaltspunkte für das Vorkommen von Zentriolen in Leukophoren habe ich nicht gewinnen können.

Die bisher geschilderten Beobachtungen sind vornehmlich am Querschnitt der Haut gewonnen. Die Betrachtung von Flachschnitten ergänzt sie in willkommener Weise. Wie schon ältere Autoren und auch wir oben nach dem Studium des Totalpräparates berichtet haben, stoßen die „Xantholeukophoren“ als mehr oder weniger regelmäßige, polygonale, vier- bis achteckige Zellen nach Art eines einschichtigen Epithels aneinander, dessen Fläche nur von den Ausführgängen der Drüsen durchbohrt wird. Man kann schon verstehen, wie ein derartig eigentümliches Bild bei einer weniger eingehenden Untersuchung diese Elemente als wirklich epitheliale erscheinen lassen konnte (s. o. Bimmermann). Geht der Schnitt nahe dem Epithel durch das Niveau der Doppelzelle hindurch, so schließen die Xanthophoren ganz dicht aneinander und sind nur durch feine Bindegewebslamellen getrennt

(Fig. 9, Taf. IV). Hin und wieder löst sich von den Lamellen ein kleiner faden- oder lappenartiger Fortsatz ab, der in die Zellen vom Rand her einschneidet. Es handelt sich um die aufsteigenden Fasern der Kutis, welche die Doppelzellen umspinnen und, über ihnen zusammenneigend, in die kollagene Grenzlamelle übergehen. Auch diese ist demnach keine strukturelose Membran, auch kein Produkt des Epithels, sondern läßt stellenweise die Zusammensetzung aus abgeplatteten Bündeln erkennen. Ganz dicht unter der Grenzlamelle getroffen, erscheinen die Xanthophoren infolge der eben beschriebenen Verhältnisse weniger regelmäßig polygonal, sondern vielfach tief und unregelmäßig eingeschnitten.

War der Flachschnitt etwas tiefer, in der Höhe des Kernes der Xanthophoren, geführt, so sind diese ganz oder z. T. von einem Rahmen aus Guaninmassen, dem querdurchschnittenen Becherrand der Leukophoren, umschlossen (Fig. 9, Taf. IV). Dabei ist bemerkenswert, daß, wie im Querschnitt, auch hier keine Bindegewebslamellen zwischen der Xanthophore und Leukophore einer Doppelzelle zu erkennen sind, so daß die beiden Bestandteile derselben einander unmittelbar berühren, durch die gemeinsame Umscheidung mit Bindegewebe aber zu einer höheren Einheit verbunden erscheinen.

Kern und Plasma der Leukophoren bieten die schon bei der Besprechung des Querschnittes hervorgehobenen Eigentümlichkeiten dar. An solchen flach getroffenen Zellen habe ich zuerst die obenerwähnten Granula gesehen (Fig. 10, Taf. IV).

Ein Flachschnitt durch die Leukophoren (Fig. 11, Taf. IV) zeigt insofern ein vom Querschnitt abweichendes Bild, als die Zellen durch die Unterlagerung mit Melanin dunkler aussehen, als dort. Man beachte auch, daß die Guanophoren infolge der zwischen sie eingeschobenen Ausläufer der Melanophoren keine polygonale Abflachung zeigen: sie sind rundlich begrenzt. Kern und Guaninmassen bieten bei dieser Schnittrichtung nichts Bemerkenswertes gegenüber dem Bild im Querschnitt dar.

Bis jetzt wurde nur gesagt, daß eine Xanthophore und eine Leukophore zu einer Doppelzelle verbunden auftreten. Diese Regel wird von gelegentlichen Ausnahmen durchbrochen. Es finden sich nämlich auch Kombinationen, die aus zwei Leukophoren und einer Xanthophore (Fig. 5, Taf. IV) oder umgekehrt aus einer Leukophore und zwei Xanthophoren bestehen. Man kann sich hiervon sowohl an Quer- als auch an Flachschnitten der Haut über-

zeugen. Die letzte Art von Kombinationen läßt sich besonders leicht am Flachschnitt feststellen, weil die beiden zu einer Kombination gehörigen Xanthophoren nicht durch Bindegewebslamellen voneinander getrennt sind, sondern von einem gemeinsamen Rahmen von Bindegewebe umfaßt werden, der sich als ein Polygon dem allgemeinen epitheloiden Mosaik einreihet.

Es erübrigt noch ein Wort über die Beziehungen der Melanophoren zu den Doppelzellen. Nach manchen Stellen der Querschnitte (Fig. 2 u. 3, Taf. IV) könnte man den Eindruck gewinnen, daß die Melanophoren in mehrfacher Schicht übereinander gelagert sind. Das trifft aber in der Regel nicht zu. Die guirlandenartig die Doppelzellen von unten her umfassenden Melaninsicheln sind Ausläufer der etwas tiefer gelegenen Zellkörper der schwarzen Pigmentzellen (Fig. 6, Taf. IV). Im Zellkörper läßt sich der anscheinend immer nur in Einzahl vorhandene Kern ohne Bleichung des Pigmentes nur selten erkennen (Fig. 2 u. 6, Taf. IV). Jede Melanophore versorgt, wie auch aus den Untersuchungen von Biedermann und Ficalbi (s. o.) hervorgeht, eine Anzahl von Doppelzellen und man könnte in dieser Vereinigung einer Melanophore mit mehreren Doppelzellen die höchste histologische Einheit des Farbwechselorgans erblicken. —

Aus den vorstehenden Mitteilungen ergibt sich in Uebereinstimmung mit Ficalbi zweifellos, daß Xantholeukophoren im Sinne von Gaupp beim Laubfrosch nicht vorkommen, daß vielmehr auch an den grünen Hautstellen Guanin und Lipochrom jedes für sich in besonderen Zellen gelegen ist. Die übereinandergeschichteten Xanthophoren (Lipophoren) und Leukophoren (Guanophoren) sind aber paarweise (seltener in anderen Kombinationen s. o.) zu Einheiten höherer Art vereint, die so eigenartig ausgestaltet sind, daß sie wohl einen besonderen Namen verdienen. Es scheint mir am nächsten zu liegen, sie als Xantholeukosomen zu bezeichnen; der erste Teil des Wortes soll an den alten, nunmehr aufzugebenden Namen erinnern; der zweite Teil aber lehnt sich an die von Ballowitz (1913 a u. c) bei Fischen angewandte Nomenklatur für die Kombinationen verschiedenartiger Farbzellen zu sogenannten „chromatischen Organen“ an und soll darauf hinweisen, daß hier eine typische Vereinigung zweierlei verschiedener Farbzellen zu einem einheitlichen Gebilde,

einer Doppelzelle, vorliegt. Man könnte diese „chromatischen Organe“ beim Laubfrosch auch *Lipoguanosomen* benennen, wodurch der charakteristische Inhalt der beiden Komponenten in unzweideutiger Weise angezeigt würde.

Auf Grund dieser morphologischen Befunde müssen die Vorgänge der Pigmentverschiebung derart umgedeutet werden, daß erstens eine Vermengung von Lipochrom und Guanin nicht vorkommt, daß ferner die Ballung des Lipochroms ein Vorgang ist, mit dem die Xanthophoren allein betraut sind und daß schließlich, wenn an den Guaninmassen Bewegungsvorgänge sich vollziehen sollten (s. o.), diese einzig von den Guanophoren geleistet werden. Damit fallen die oben erwähnten Schwierigkeiten bei der Verlagerung der zweierlei Pigmente fort, die sich bei ihrem Vorkommen nebeneinander in einer Zelle darbieten würden.

Wenn man sich fragt, ob die eigenartige Verbindung je einer Xanthophore und einer Leukophore zu einem Xantholeukosom bei der Erzeugung der grünen Farbe eine besondere Rolle spielt, so ist der zunächst vielleicht nahe liegende Gedanke, daß die bikonvexe Linsenform der Xanthophore eine konzentrierende Wirkung auf das durchgehende Licht ausübe, von der Hand zu weisen, da die Masse dieser Linse durch die eingelagerten stark lichtbrechenden Lipochromkörnchen optisch inhomogen wird. Dagegen bleibt es denkbar, daß die Becherform der Leukophore insofern einen Vorteil für die Erzielung der grünen Farbe darstellt, als bei einem Lichteinfall senkrecht zur Haut die nach Art eines Hohlspiegels gelagerten Guaninmassen Strahlen nach allen Richtungen hin reflektieren werden, somit die grüne Farbe unter sehr verschiedenen Stellungen des beobachtenden Auges wahrnehmbar wird. Diese Wirkung wird auch bei schräger Beleuchtung der Haut allerdings in eingeschränktem Maße auftreten. Zum Teil ist die Existenz der typisch ausgebildeten Xantholeukosomen beim Laubfrosch ausschlaggebend für die sehr gleichmäßig grüne Farbe, welche dieses Tier an ausgedehnten Hautflächen besitzt, im Gegenteil etwa zum Wasserfrosch, bei dem die grüne Farbe über größere Hautpartien hin nicht diese sammtige Ebenmäßigkeit besitzt.

Uebrigens liegen bei *Rana fusca* und *R. esculenta*, ferner bei *Bufo viridis* die Dinge hinsichtlich des Vorkommens von „Xantholeukophoren“ ebenso wie beim Laubfrosch: die beiden Pigmente kommen getrennt in zweierlei Zellen

vor. Allerdings sind gewisse Unterschiede gegenüber *Hyla* vorhanden, über die an anderer Stelle berichtet werden soll.

Literaturverzeichnis.

- Ballowitz, E., 1913 a. Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 104, S. 471 bis 529, Taf. 14—18.
- Derselbe, 1913 b. Ueber Erythrophoren in der Haut der Seearbe, *Mullus L.*, und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigmentes. Nach Beobachtungen an der lebenden Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, S. 290—304, Taf. 15 und 16.
- Derselbe, 1913 c. Ueber schwarzrote und sternförmige Farbzellkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 106, S. 527—593, Taf. 8—12.
- Brücke, E., 1852. Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen *Chamaeleons*. Neudruck Leipzig 1893 in Ostwalds „Klassiker der exakten Naturwissenschaften“.
- Biedermann, W., 1892. Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Pflügers Archiv Bd. 51, S. 455—508, Taf. XI.
- Bimmermann, E. H., 1878. Ueber den Einfluß der Nerven auf die Pigmentzellen des Frosches. Dissertation Straßburg.
- Ehrmann, S., 1892. Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbenwechsel der Amphibien. Arch. f. Derm. und Syph. Jahrg. 24, S. 519—539, Taf. XI.
- Ficalbi, E., 1896. Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli anfibi (Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae). Atti della R. Accademia Peloritana in Messina, Anno 11 (1896/97) Messina, zitiert nach van Rynberk.
- Fuchs, R. F., 1914. Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Handbuch der vergl. Physiologie, herausgegeben von Winterstein, Bd. III, 1. Hälfte, II. Teil, S. 1189—1656.
- Gaupp, E., 1904. A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches, 3. Abt. Braunschweig.
- Hempelmann, F., 1908. Der Frosch. Zugleich eine Einführung in das praktische Studium des Wirbeltierkörpers. Leipzig.
- Hering, Th., 1869. Ueber die Bewegungen der sternförmigen Pigmentzellen und die dadurch erzeugten Veränderungen in der Hautfarbe der Frösche, mitgeteilt von Professor Hoyer in Warschau. Zentralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 4, S. 49—54.
- Keller, B., 1895. Ueber den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Pflügers Archiv Bd. 61, S. 123—168, Taf. 4.

- Neumann, E., 1909. Guaninkristalle in den Interferenzzellen der Amphibien. Virch. Arch. Bd. 196, S. 566—576.
- Pernitzsch, F., 1913. Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. I. Die Pigmentierung junger Larven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82, S. 148—205, Taf. 11—13.
- Pouchet, G., 1876. Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1876, p. 1—90 et 113—165, Tab. I—IV.
- Rynberk, G. van, 1906. Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). Ergebn. d. Phys. Bd. V, S. 347—571.
- Schmidt, W. J., 1917. Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, S. 98—259, Taf. 5—9.
- Siedlecki, M., 1909. Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Zentralbl. Bd. 28, S. 704—737, Taf. VII/VIII.
- Wagner, K., 1911. Beiträge zur Entstehung des jugendlichen Farbkleides der Forelle (*Salmo fario*). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Biol. Supplement Bd. 2, S. 1—32, Taf. XI.
- Winkler, F., 1910 a. Beobachtungen über die Bewegungen der Pigmentzellen. Arch. f. Derm. u. Syph. Bd. 100, S. 255—260.
- Derselbe, 1910 b. Studien über Pigmentbildung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 29, S. 616—641, Taf. 22—25.
- v. Wittich, 1854 a. Die grüne Farbe unserer Frösche, ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen. Müllers Arch. Jahrg. 1854, S. 41—59.
- Derselbe, 1854 b. Entgegnung auf Herrn Harless': Ueber die Chromatophoren des Frosches. Ebenda Jahrg. 1854, S. 257—269.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen beziehen sich auf grüne Hautstellen vom Laubfrosch (*Hyla arborea*) und sind mit Zuhilfenahme des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt worden unter Benutzung von Zeiß' Apochromat 2 mm N.A. 1,30 und der Kompensationsokulare 4 und 8. Die Vergrößerung ist $\frac{1}{2}$ 500fach bzw. 1000fach (die Zeichenfläche befand sich in Abstand von 250 mm von der Austrittspupille des Mikroskops).

In allen Abbildungen bedeutet

- X = Xanthophoren (Lipophoren),
- L = Leukophoren (Guanophoren),
- M = Melanophoren.

Fig. 1. Gefrierschnitt durch die Haut von der Dorsal-seite des Oberschenkels, in 10% Formol fixiert, ungefärbt in Wasser untersucht. Nur die Chromatophoren sind

wiedergegeben und die Lage der Epidermis (E) angedeutet. In jedem Xantholeukosom sind deutlich der lipochromhaltige Teil, die Xanthophore (X) und der guaninhaltige Teil, die Leukophore (L), zu erkennen; in drei Xantholeukosomen erscheinen die Kerne der Xanthophoren, in einem derselben außerdem die Stelle des Kernes einer Leukophore. Melanophoren (M) mit stark geballtem Pigment schmiegen sich unten den Xantholeukosomen an. Zwischen den Xantholeukosomen bleiben Spalten frei, in die die hier nicht sichtbaren (weil vom Pigment entleerten) Ausläufer der Melanophoren sich hineinerstrecken. Schnittdicke 20 μ , Vergr. 500 : 1.

- Fig. 2. Schnitt durch die Rückenhaut; die Epidermis (E) ist ganz dargestellt, von der Kutis nur der obere, die Chromatophoren enthaltende Teil. Dicht unter der Epidermis die Lage der Xantholeukosomen; der Lipochromfarbstoff in den Xanthophoren ist durch die Präparationsmethode gelöst; die Guaninkristalle in den Leukophoren dagegen sind erhalten. Zwischen die Reihe der Xantholeukosomen ist an einer Stelle ein Bindegewebskern eingekellt. In einer Melanophore sieht man den Zellkern. Fixierung Flemmings Gemisch, Schnittdicke 10 μ , Färbung Thionin-Eosin, Vergrößerung 500 : 1.
- Fig. 3. Schnitt durch die Rückenhaut, wie Fig. 2. In zwei Xanthophoren sind je zwei Kerne sichtbar. Die Guaninkristalle der Leukophoren sind größtenteils durch die Eisenhämatoxylinbehandlung (Beize!) gelöst und nur schwach zu erkennen. Fixierung Flemmings Gemisch, Schnittdicke 10 μ , Färbung Eisenhämatoxylin, Vergr. 500 : 1.
- Fig. 4. Xantholeukosom mit zweikerniger Xanthophore. In der Leukophore sind die Guaninkristalle deutlich sichtbar. Fixierung Flemmings Gemisch, Schnittdicke 10 μ , Färbung Thionin-Eosin, Vergr. 1000 : 1.
- Fig. 5. Xantholeukosom, das aus einer Xanthophore und zwei Leukophoren besteht. Fixierung, Schnittdicke, Färbung, Vergrößerung wie in Fig. 4.
- Fig. 6. Eine Gruppe von Xantholeukosomen, die von den Ausläufern einer Melanophore versorgt wird. Fixierung, Schnittdicke, Färbung wie in Fig. 4, Vergr. 500 : 1.
- Fig. 7. Xantholeukosom mit einer zweikernigen Leukophore, Fixierung Flemmings Gemisch, Schnittdicke 10 μ , Färbung Eisenhämatoxylin, Vergr. 1000 : 1.
- Fig. 8. Xantholeukosom mit zweikerniger Xanthophore, Guaninkristalle der Leukophore fast vollständig verschwunden. Fixierung, Schnittdicke, Färbung, Vergrößerung wie in Fig. 7.
- Fig. 9. Flachschnitt, durch drei Xantholeukosomen in der Höhe der Xanthophoren; z. T. sind die äußersten Ränder der

Becher der zugehörigen Leukophoren in der Schnittebene gelegen. Plasma der Xanthophoren ausgesprochen körnig in der Umgebung des Kernes. Fixierung, Schnittdicke, Färbung, Vergrößerung wie in Fig. 7.

Fig. 10. Flachschnitt durch eine Xanthophore, welche dicht mit kleinen Granula erfüllt ist. Fixierung, Schnittdicke, Färbung, Vergrößerung wie in Fig. 7.

Fig. 11. Flachschnitt durch fünf Xantholeukosome in der Höhe der Leukophoren. Zwischen den Zellen die Ausläufer der Melanophoren. Fixierung, Schnittdicke, Färbung, Vergrößerung wie in Fig. 7.

Ueber Chromatophoren bei Insekten.

Von

Prof. Dr. W. J. Schmidt, Bonn, Zoologisches Institut.

Hierzu Tafel V.

Einleitung.

Bei den Cephalopoden (und einigen anderen Mollusken: *Cymbulia*, *Tiedemannia*), bei Krebsen und bei Wirbeltieren (vor allem bei den niederen) sind Chromatophoren ganz allgemein verbreitet und spielen eine bedeutsame Rolle bei der Färbung und dem Farbenwechsel. Auf alle hier erwähnten Gebilde angewandt, muß der Begriff der Chromatophoren weit und zwar etwa so genommen werden, daß er Zellen mit Farbstoffeinschlüssen umfaßt, welche letztere einer Verlagerung fähig sind. Diese Verschiebung des Pigmentes vollzieht sich bei den genannten Mollusken in ganz anderer Weise als bei den übrigen Gruppen: die Chromatophoren der Cephalopoden — hier wird das Wort „*chromophoro*“ 1819 von Sangiovanni (vgl. van Rynberk, 1906, S. 359) zuerst gebraucht — sind bekanntlich zusammengesetzte Bildungen, die aus der eigentlichen Farbzelle und einer Anzahl radiär an sie ansetzender Muskelzellen bestehen; verkürzen sich die Muskeln, so wird die Farbzelle scheibenförmig ausgeweitet, erschlaffen sie, so nimmt sie ihre ursprüngliche, mehr kugelige Gestalt wieder an. Bei den übrigen Gruppen bergen die Chromatophoren den Bewegungsmechanismus für die Pigmentverlagerung in sich selbst, und zwar handelt es sich nach der Mehrzahl der Autoren sowohl bei Krebsen als bei Wirbeltieren um intrazelluläre Körnchenströmungen (nicht um amöboide Bewegungen!), welche entweder eine Ballung des Pigmentes auf einen kleinen Raum innerhalb

der Zelle oder seine Ausbreitung über eine größere Fläche bedingen. Aber auch bei diesen letztgenannten Chromatophoren bestehen hinsichtlich der morphologischen Verhältnisse und auch der chemischen Natur der Pigmente bedeutende Unterschiede, wenn man die Farbzellen der Krebse mit denen der Wirbeltiere vergleicht (vgl. z. B. bei Fuchs 1914).

Ursprünglich war die Fähigkeit, das Pigment verlagern zu können, unerläßlich für den Begriff der Chromatophore. Allmählich aber hat sich darin eine Wandlung insofern eingestellt, als — vor allem im Anschluß an die immer wiederholten Beobachtungen bei Wirbeltieren, welche die Chromatophoren als verästelte, mit körnigem Pigment erfüllte Zellen kennen lehrten — unter Chromatophoren verästelte, pigmenthaltige (insbesondere melaninführende) Zellen verstanden wurden, ohne daß die Fähigkeit der Pigmentverlagerung in jedem Falle nachgewiesen, bisweilen allerdings nach Analogie erschlossen oder stillschweigend vorausgesetzt, oft aber gar nicht als wesentlich betrachtet wurde. Dieser letzte Sprachgebrauch wiegt heute bei weitem über und zu verwerfen ist er deshalb nicht, weil z. B. bei Säugern und Vögeln (Kuklenski 1916) Zellformen vorkommen, die, rein morphologisch betrachtet, den Chromatophoren der niederen Wirbeltiere homolog sind, ohne daß ihre Fähigkeit, das Pigment zu verlagern, wie bei jenen nachgewiesen wäre. Während bei den genannten Wirbellosen die Chromatophoren immer unterhalb des Epithels liegen, kommen in der Haut der Wirbeltiere außer im Korium gelegenen Chromatophoren auch intraepidermale vor, die von manchen Autoren als aus der Kutis eingewandert betrachtet werden, nach anderen dagegen ihren Ursprung in der Epidermis selbst nehmen sollen (z. B. nach Strong [1902] für Vögel, in neuester Zeit, auf den Ergebnissen mit der „Dopa“-färbung fußend, neben älteren Autoren Bruno Bloch [1917] für den Menschen). Wenn man aber auch der epithelialen Herkunft der intraepidermalen oder gar aller Chromatophoren huldigt, so ist man doch genötigt, um sie überhaupt von pigmentierten Epidermiszellen trennen zu können, ihre Verästelung und das Fehlen der für epitheliale Zellen charakteristischen Verbindung durch Zellbrücken mit den Elementen der Nachbarschaft zu betonen, und damit nähern sich die beiden Auffassungen wieder. In diesem weiteren Sinne ist also eine Chromatophore

eine pigmenthaltige verästelte Zelle von bindegewebigem Typus, wenn auch bisweilen vielleicht ektodermaler Herkunft.

Solche Chromatophoren im weiteren Sinne sind außer bei den genannten Gruppen bei Schwämmen, Medusen, Würmern (Hirudineen), Echinodermen, Gastropoden beobachtet worden. Bei der weiten Verbreitung dieser Gebilde und insbesondere bei ihrer hohen Entwicklung bei den Krebsen ist es erstaunlich, daß sie bei den übrigen Gruppen der Arthropoden (den Tracheaten), so gut wie gar nicht bekannt sind. Bei den Myriapoden scheinen sie ganz zu fehlen; bei den Spinnen konnte ich nur zwei Angaben ausfindig machen, die ihr Vorkommen wahrscheinlich machen (s. u.), und in der großen Gruppe der Insekten liegt anscheinend bisher nur eine einzige gesicherte, darauf bezügliche Mitteilung von Pouchet vor.

Die Angaben Pouchets (1872, S. 220 f.) beziehen sich auf die eigentümlichen Pigmentzellen, welche die Tracheenblasen bei den Corethralarven bedecken; sie wurden schon von früheren Autoren (z. B. Leydig, 1851) beobachtet, aber wohl für epitheliale Elemente (pigmentierte Epithelzellen) gehalten. Nach Pouchet besteht die Wand der Tracheenblasen zu innerst aus der chitinösen „Spiralmembran“; dann folgt die kernhaltige „Peritonealmembran“ (Matrix der Chitinschicht) und schließlich, nach außen, eine Lage von Pigmentzellen, die feine schwarze Körnchen enthalten. Die Pigmentzellen bilden eine geschlossene, sehr dünne Membran, die sich durch Mazeration von den darunterliegenden Teilen trennen läßt. Nach außen springen die Pigmentzellen halbkugelig vor und lassen um das Pigment herum eine hyaline Masse (Plasma) erkennen. Bisweilen dehnen sich die Zellen und verdünnen sich, so daß ihr Durchmesser fast aufs Doppelte wächst; sie nehmen dabei durch gegenseitigen Druck hexagonale Form an mit dem Kern in der Mitte (selten findet man 2 Kerne in einer Zelle); nur helle Grenzlinien verbleiben alsdann zwischen den Zellen. Amöboide Bewegungen der Zelle konnte Pouchet nicht feststellen, und ich vermute, daß die geschilderte Formveränderung der Zellen nur durch die jeweilige Lage des Pigments vorgetäuscht wird. Doch können die Zellen auch ihre hexagonale Form verlieren, indem sie sich zusammenziehen und unregelmäßig gruppieren (s. u.). Obwohl die hexagonale Form der Zellen an die Verhältnisse im Tapetum

des Wirbeltierauges erinnert, weist die letztgenannte Tatsache und die weitere, daß bei der in Entwicklung begriffenen Nymphe verästelte Zellen der gleichen Art vorkommen, darauf hin, daß es sich hier um richtige Chromatophoren („Chromoblastes“) gleich denen der Wirbeltiere (und Krebse) handelt. Die Chromatophoren bei *Corethra* werden unmittelbar vom Blut umspült, fallen bisweilen in den Blutstrom hinein und werden mit ihm fortgeführt. Die Verbindung der Luftsäcke mit ihrer Umgebung erfolgt durch Elemente, die Pouchet vielleicht als „pigmentfreie Chromatophoren“ betrachten möchte. Nähert sich die Metamorphose (S. 227 f.), so löst sich die bindegewebige Hülle der Tracheenblasen von der Peritonealmembran, ihre Elemente verlieren die regelmäßige Form, während auf den von den Blasen ausgehenden Tracheen neue Chromatophoren rapid entstehen. Später erscheinen die Chromatophoren, weiter verbreitet im Körper, in den Abdominalsegmenten (vom 3.—9. Segment beobachtet). Pouchet faßt seine Beobachtungen zusammen in den Satz: „Il existe chez l'anophèle des éléments anatomiques très analogues aux chromoblastes des vertébrés.“

Zurückblickend auf diese Befunde sagt Pouchet (1876, S. 22) von den Chromatophoren: „Ils sont rares chez les insectes: on peut signaler, comme fait exceptionnel, leur présence dans les larves d'anophèle.“

Vielleicht ist auch die folgende Beobachtung von Brauer über Farbwechsel bei der Florfliege *Chrysopa* (1853, S. 13) auf die Anwesenheit von Chromatophoren zu beziehen. Brauer sah nämlich, daß ein Weibchen von *Chrysopa vulgaris* bis zu einer Temperatur von 14° R seine normale Farbe beibehielt, bei sinkender Temperatur dieselbe aber in Zeiträumen von 14 zu 14 Tagen veränderte, daß zuerst am Hinterleib rötliche Flecken, oben neben der weißen Längslinie, auftraten. Bei noch tieferer Temperatur wurde die Längslinie rötlich, die Flügeladern blaßgelbgrün; bei 0° war das ganze Tier fleischrot. Bei steigender Temperatur erfolgte die Erscheinung in umgekehrter Reihenfolge, bis das Tier seine normale Farbe wieder erreicht hatte. Daß es sich bei den Farbenänderungen am Abdomen um das Spiel von Chromatophoren handelt, erscheint bei der Langsamkeit des Farbenwechsels nicht wahrscheinlich, ist aber keineswegs unmöglich.

Der Farbenwechsel von *Dixippus* (Heuschrecke)

beruht nach Schleich (1911) nicht auf Chromatophoren, sondern auf einer Pigmentverlagerung innerhalb der Hypodermiszellen. Die Färbung von *Dixippus* wird nämlich hauptsächlich durch grüne, graue, gelbrote und sepiabraune Pigmentkörnchen, in der Hypodermis (dem das Chitin absondernden einschichtigen Körperepithel) hervorgerufen. Der Farbenwechsel wird bedingt durch eine horizontale Wanderung des gelbroten, sowie durch eine horizontale und vertikale Wanderung des braunen Pigments innerhalb gewisser Hypodermiszellen, wobei das letzte zu bestimmten Zeiten von der Lage grauer Körner wie durch einen Lichtschirm verdeckt wird, zu anderen nicht.

Die zusammenfassenden Werke von Berlese (1909, S. 483) und von Schröder 1912, S. 13) über die Insekten erwähnen in den auf Haut und Färbung bezüglichen Abschnitten nichts von dem Vorkommen von Chromatophoren bei Insekten. —

Schließlich möge hier noch die Angaben über Farbenwechsel bei Spinnen und zwar zunächst die von Balbiani (1873, S. 7. Anm. 2) betreffend *Drassus viridissimus* Platz finden. Bei der Kopulation zeigte das Männchen an Stelle seiner gewöhnlichen, schönen, apfelgrünen Farbe einen schmutziggelben Ton auf dem ganzen Körper, während das Weibchen die normale lebhaftere Färbung beibehalten hatte. Als die Tiere sich trennten, nahm das Männchen im Augenblick die für die Art charakteristische Farbe wieder an. Es handelte sich hier nach Balbiani offenbar um einen Nerveneinfluß auf die Chromatophoren der Haut, die hier durch eine Schicht spindelförmiger Zellen mit großem hellem Kern und kleinen grünen Körnchen im Plasma repräsentiert wurden. Ob es sich hier um Zellen der Hypodermis oder tiefer gelegene Elemente handelt, ist nicht klar ersichtlich.

F. Dahl (1913, S. 110) berichtet über einige Beobachtungen bei Krabbenspinnenarten, namentlich *Misumena calycina*, die auf gelben Blumen gelb, auf weißen weiß gefärbt sind. Eine weiße Spinne dieser Art, auf eine Sonnenblume gesetzt, wird in zwei bis drei Tagen gelb (nach Angus 1882). Neuerdings sind ähnliche Beobachtungen (bei *Thomis alba* und *Misumena calycina*) von Heckel und Gadeau de Kerville wiederholt worden. Der Farbenwechsel erfordert einige Tage bis mehrere Wochen. Da Chromatophoren nicht nachgewiesen sind, ist die Art

des Zustandekommens dieser Farbenänderung einstweilen fraglich, wenngleich sie als Tatsache gesichert sein dürfte.

Mit den vorstehenden Angaben dürften wohl unsere bisherigen Kenntnisse über Chromatophoren und Farbwechsel bei Tracheaten erschöpft sein.

Die Chromatophoren der Phloeothripidenlarven.

Durch einen Zufall bin ich auf eine Insektenform gestoßen, die ein sehr reich entwickeltes Chromatophorensystem besitzt. Herr P. Frz. Heselhaus S. J., der im Bonner zoologischen Institut mit Untersuchungen über die Drüsen gewisser Insekten beschäftigt ist, zeigte mir gelegentlich einige Einzelheiten an einem Balsampräparat einer Phloeothripidenlarve. Dabei gewährte ich, daß diese Tierchen typische Chromatophoren besitzen. Herr P. Heselhaus hatte die große Liebenswürdigkeit, mir das betreffende Präparat, das eine kleine Anzahl solcher Tierchen enthielt, zur Untersuchung zu überlassen und ebenso ein weiteres Präparat mit einer erwachsenen Phloeothripide, die ebenfalls Chromatophoren zeigte. Außerdem stellte er mir noch eine Anzahl (etwa 10 Stück) der genannten Larven zur Verfügung, die in Carnoyschem Gemisch fixiert waren und sich in Alkohol befanden. Und schließlich fand sich unter dem gesammelten Material noch eine lebende Larve. Auch an dieser Stelle sage ich Herrn P. Heselhaus herzlichen Dank für die Ueberlassung des interessanten Untersuchungsmaterials! Die Tierchen waren im Anfang April in Rubuszweigen gefunden worden und Herr P. Heselhaus achtete auf meinen Wunsch bei seinen Exkursionen weiterhin darauf; doch gelang es einstweilen nicht, neues Material zu beschaffen, und daher übergebe ich die folgenden Befunde der Oeffentlichkeit, in der Hoffnung, sie gelegentlich durch experimentelle Prüfung eines etwaigen Farbwechselvermögens bei diesen Tieren erweitern zu können. —

Die Phloeothripiden gehören zur Gruppe der Thysanopteren (so genannt wegen ihrer eigenartigen Flügel, s. u.) oder Physopoden (Blasenfüßer, wegen der Haftblasen an den Füßen) deren Stellung im System zweifelhaft ist. Gewöhnlich bringt man diese Gruppe in der Nähe der Urinsekten, der Archipteren und der Apterygoten unter, die beide primitive Ordnungen darstellen. Die

erwachsenen Thysanopteren besitzen meist zwei Paar sehr schmaler Flügel, die beiderseits von zarten Borsten gefiedert sind. Alle hierher gehörigen Formen sind klein, die größten messen nur einige Millimeter.

Sowohl die Larven als auch das erwachsene Tier sind auf Grund der Bestimmung nach den Tabellen bei Uzel (1895, S. 42 f.) Formen der Untergruppe der Tubuliferen (= Phloeothripidae) und zwar gehört das erwachsene Exemplar, ein Weibchen, zur Gattung *Phloeothrips*. Auch die Larven rechnen sehr wahrscheinlich zu diesem oder einem nahe verwandten Tubuliferengen. Ihre Bestimmung konnte mangels Determinationstabellen für die Larven nicht genau durchgeführt werden; doch ist die Bestimmung der Larven auch dadurch einigermaßen gestützt, daß ihre auffallend rote Färbung öfter in der systematischen Literatur als Eigentümlichkeit von *Phloeothrips*larven erwähnt wird.

So sagt Jordan (1888, S. 544): „Die Pigmentierung des Chitinskeletts ist schwarz, braun, gelb, grau in ziemlicher Eintönigkeit Das Chitinskelett der Larven ist nicht pigmentiert es gibt zwar hochrote Larven (fast alle *Phloeothrips*), jedoch liegt das Pigment hier nicht im Chitin, sondern in der Hypodermis und im Fettkörper; die Imagines der roten Larven zeigen im Fettkörper gleichfalls noch eine rotbraune körnige Pigmentablagerung.“

Schröder (1912, S. 13) bemerkt unter Berufung auf Jordan, daß die hochrote Färbung fast aller *Phloeothrips*arten durch Färbung des Fettkörpers und, wie Schröder in Klammer hinzufügt, der Epidermis bedingt ist. Daß diese Anschauungen verkehrt sind, wird die folgende Untersuchung ergeben.

Uzel (1895, S. 330) erwähnt in (der deutschen Zusammenfassung des anatomischen Teiles) seiner Monographie der Thysanopteren nichts von Chromatophoren.

Die in Alkohol befindlichen Larven verarbeitete ich zu Balsam-Totalpräparaten, indem ich sie sorgfältig entwässerte und als Zwischenmittel Zedernöl gebrauchte. Dabei hob sich zwar die Kutikula am Thorax und Abdomen gewöhnlich von der Hypodermis ab, bzw. schrumpfte der Körper in der Hülle, aber die Tiere wurden sehr schön durchsichtig und gaben klare Bilder der Chromatophoren. Bei der geringen Größe der Tierchen konnte ich sie meistens, wenn es nötig war, auch mit Immersion unter-

suchen, wenigstens an der dem Deckglas zugekehrten Fläche, die bald Rücken, bald Bauch, bald Seite war.

Die einzige lebende Larve untersuchte ich in Wasser unter Deckglas, wobei ich sie etwas preßte. Dabei spritzte plötzlich der größte Teil des Körperinhaltes aus seiner Hülle heraus, und so erhielt ich, da die Chromatophoren an dieser haften blieben, ein sehr schönes Uebersichtsbild ihrer Verteilung. Leider ging das Präparat bei dem Versuch, es in Balsam überzuführen, durch eine Ungeschicklichkeit zugrunde. Immerhin war die Beobachtung am lebenden Material insofern wichtig, als sie zeigte, daß die ausgetretenen Organe, darunter der Fettkörper, keine nennenswerte Färbung besitzen, ausgenommen die Malpighischen Gefäße.

Schließlich führte ich zwei entwässerte Larven durch Chloroform in Paraffin über und zerlegte sie in Querschnitte von 10μ Dicke, die z. T. mit Delafields Hämatoxylin gefärbt wurden, z. T. zur Prüfung der chemischen Natur des Pigmentes dienten (s. u.).

Hauptsächlich habe ich die Chromatophoren der Larven untersucht. Doch kommen dem erwachsenen Tier, das ich daraufhin prüfen konnte — es war allerdings nicht besonders gut erhalten — Farbzellen derselben Art und, soweit sich beurteilen ließ, auch in wesentlich derselben Anordnung, anscheinend aber in geringerer Zahl zu.

Betrachtet man aufgehellte Larven in durchfallendem Licht unter schwacher Vergrößerung (Fig. 1, Taf. V) von der Rückenseite her, so bemerkt man gleich eine kräftige braunrote Zeichnung, die in der Abdominalgegend in segmental angeordneten Streifen erscheint, welche durch schmale hellere Räume getrennt sind, in der Thorakalgegend dagegen mehr einheitlich die ganze Fläche einnimmt und nach dem Kopf zu sich allmählich in unregelmäßig geformte Flecken auflöst. Die gleiche braunrote Masse findet sich auch als strangförmige, stellenweise verdickte Züge in Beinen und Fühlern. Faßt man die farbigen Querstreifen des Abdomens schärfer ins Auge, so sieht man, daß sie aus einer Anzahl unregelmäßig eckiger Stücke zusammengefügt sind, die schmale helle Linien zwischen sich frei lassen. Diese hellen Zwischenräume treten auch im Thorakalgebiet auf und gehen, indem sie sich vergrößern, in die viel breiteren Lücken über, welche die unregelmäßigen Flecken der vorderen Brust- und der Kopfgegend zwischen sich einschließen. An letztgenannter Stelle wird ein Kun-

diger sofort zu der Auffassung geführt, daß die dunklen unregelmäßigen Flecken Chromatophoren sind ähnlich denen der Wirbeltiere und der Krebse, und das gleiche gilt auch für die in den Beinen und Fühlern gelegenen farbigen Gebilde. Als Chromatophoren wollen wir sie auch fernerhin bezeichnen, obwohl der volle Beweis, daß dieser Name ihnen mit Recht zukommt, erst im folgenden erbracht wird. Sieht man von der leichten Bräunung des Chitins ab, ferner von den Malpighischen Gefäßen, die als dunkel gefärbte Schläuche durchschimmern und an der scharfen Knickungsstelle in ihrem hinteren Abschnitt in den Darm einmünden, und schließlich von dem dunklen Pigment der Augen, so ist kein Teil des Körpers außer den Chromatophoren erheblich gefärbt.

Untersucht man die Brust- und Kopfgegend bei etwas stärkerer Vergrößerung (Fig. 2, Taf. V), so wird die große Ähnlichkeit der hier locker gelegenen braunen Gebilde mit Chromatophoren von Wirbeltieren noch auffallender. In der Brustgegend erscheinen die Chromatophoren nämlich als meist plumpe, unregelmäßig gestaltete und spärlich verästelte Gebilde, die in etwas verschiedener Tiefe des Körpers liegen; nach dem Kopf zu strecken sie sich allmählich in die Länge und nehmen dabei Formen an, die zu den Chromatophoren der Beine und Fühler überleiten. Den letzten ähnlich geformte Gebilde treten auch in den röhrenförmig verjüngten letzten Abdominalsegmenten auf (Fig. 1, Taf. V). Wären alle Farbzellen des Körpers so gestaltet wie die in Brust, Kopf, Fühlern und Beinen, dann würde wohl kaum jemand zweifeln, daß hier Chromatophoren von bindegewebigem Typus vorliegen.

Aber die Verhältnisse in der Mitte des Rückens erwecken zunächst noch Zweifel (Fig. 3, Taf. V). Hier bieten sich nämlich die Farbzellen als sehr dünne, vieleckige Scheiben dar, die, durch schmale helle Grenzlinien voneinander getrennt, sich nach Art eines Plattenepithels zusammenfügen. Der auf solche Weise gebildete braune Querstreifen in jedem Segment steht mit denen der benachbarten Segmente durch eine oder einige Zellen in Verbindung, welche in der Mittellinie des Körpers gelegen sind. Nun kommen aber derartige platte, epithelartig zusammengefügte, mesodermale Chromatophoren auch bei Wirbeltieren vor (W. J. Schmidt 1917, S. 121). Aber auch abgesehen davon und von der später zu besprechenden Lage der Chromatophoren unter

dem Epithel, die für mesodermale Natur der Farbzellen spricht, ergibt eine genaue Beobachtung, daß diese vieleckigen, epitheloiden Chromatophoren nicht nur schrittweise in die erst geschilderten verästelten Formen übergehen, sondern daß auch zahlreiche der platten Zellen von ihren Kanten oder von ihrer Unterseite Ausläufer entsenden, die sich unter die benachbarten Zellen erstrecken oder in das Innere des Körpers eindringen.

Diese Uebergangsformen der platten zu den verästelten Chromatophoren, das gelegentliche Vorhandensein von Ausläufern, dann die Anwesenheit eines Kernes, welcher vielfach als helle kreisrunde kleine Stelle in der Mitte einer Farbmasse zu sehen ist und ihre Zellnatur beweist, ferner das Vorkommen des Farbstoffes in Form von Granula und schließlich die subepidermale Lage nötigen dazu, in allen Farbzellen der Phloeothripslarven Gebilde zu sehen, die in den wesentlichen Punkten mit den Chromatophoren der Wirbeltiere und auch der Krebse übereinstimmen.

Daß die Chromatophoren unter dem Epithel gelegen sind, läßt sich schon am Totalpräparat mit Sicherheit erkennen, wenn man das Objektiv auf den Rand des Tieres einstellt und die Hautdecke im optischen Schnitt beobachtet. Cuticula und Hypodermis sind alsdann als zwei helle, dünne Schichten deutlich über den Chromatophoren zu unterscheiden. Auch das Verhalten der Chromatophoren in den Beinen und Fühlern, wo sie zwischen den Muskeln erscheinen, weist ja ohne weiteres darauf hin, daß sie keine hypodermalen Elemente sind. Das zu betonen ist vielleicht nicht ganz überflüssig, weil bei manchen Insekten die Färbung durch Pigmentkörnchen hervorgerufen wird, die in den Hypodermiszellen gelegen sind und in der Flächenansicht ein ähnliches Bild gewähren, wie die plattenförmigen Chromatophoren von der Rückenseite der Thripslarven, nur daß die Hypodermiszellen wohl niemals deren Größe erreichen.

Ehe wir auf den feineren Bau der Farbzellen näher eingehen, soll ihre Form und Anordnung noch etwas genauer besprochen werden.

Ihr Vorkommen erstreckt sich abgesehen von einzelnen Stellen der Bauchseite auf den ganzen Körper (im wesentlichen auf die Körperoberfläche). Nur die äußersten Abschnitte der Fühler und Beine bleiben stets von Chromatophoren frei. (Fig. 1, Taf. V.) In den Fühlern reichen die Chromatophoren etwas über die Hälfte

der Fühlerlänge hinaus, und in den Beinen beobachtet man stets, daß sie am distalen Ende des Femurs wie abgeschnitten aufhören. Dieser Umstand ist in den Beinen offenbar dadurch bedingt, daß die Gelenkverbindung zwischen Femur und Tibia eine sehr ausgiebige Knickung der beiden Teile gegeneinander zuläßt. Die Chromatophoren sind aber wohl solchen mechanischen Beanspruchungen nicht gewachsen, vor allem auch, da durch die Ausbildung der Gelenkflächen am Chitinskelett der von ihm umschlossene Hohlraum lokal eingeeengt wird. Und so gewahrt man denn mit großer Regelmäßigkeit, daß die Ausläufer der Chromatophoren an dem genannten Gelenk angelangt, scharf umbiegen und proximal verlaufend endigen (Fig. 4, Taf. V). Ähnliche Momente scheinen mir auch für die Beschränkung der Chromatophoren auf den basalen Teil der Fühler maßgebend zu sein; denn der obere Abschnitt ist jedenfalls viel beweglicher. Nicht immer finden sich in den Fühlern Chromatophoren, sondern bisweilen treten nur Ausläufer von Farbzellen in sie ein, die nahe der Fühlerbasis im Kopf gelegen sind. Ähnlich verhält es sich auch mit den letzten röhrenförmigen Segmenten des Hinterleibes, die bald selbst Chromatophoren enthalten, bald von den benachbarten Segmenten her mit Ausläufern von Farbzellen versorgt werden.

Ueber die *A n o r d n u n g* der Chromatophoren auf der Oberseite des Hinterleibes zu Querbinden, die durch ein mediales Zwischenstück verknüpft werden, habe ich schon oben gesprochen. Während die Farbzellen im Abdomen in der geschilderten Weise segmental verteilt sind, fließen sie im Brustabschnitt zu einer geschlossenen Schicht zusammen, die sich nach dem Kopf hin allmählich auflockert. Die Querstreifen der Chromatophoren auf der Dorsalseite des Hinterleibes setzen sich an den Seiten des Körpers fort. Hier verlieren sie allmählich ihre epithelartige Zusammensetzung und lockerer werdend, schicken sie auf die Bauchseite vereinzelt Fortsätze aus. Im übrigen ist die Bauchseite frei von Chromatophoren, oder es finden sich hier sternförmig verästelte Farbzellen in ziemlich großen Abständen voneinander. Bisweilen treten im hinteren Abschnitt des Abdomens die Chromatophoren ventral in einer ähnlichen epithelartigen Zusammenfügung auf wie auf der Rückenseite. Im allgemeinen gilt also auch hier die Regel, daß die Bauchseite schwächer pigmentiert ist als die Rückenseite.

An *H a u p t f o r m e n* der Chromatophoren lassen sich unter-

scheiden die plattenförmigen der Rückenseite, die sternförmigen der Bauchseite und die strangförmigen der Beine und Fühler, wenn ich jede Gruppe einmal mit einem Wort kennzeichnen soll. Die Chromatophoren des Thorax und ebenso die im hinteren, röhrenförmig verjüngten Abschnitt des Abdomens nehmen eine Mittelstellung zwischen den plattenförmigen und den strangförmigen ein, wie ja diese verschiedenen Formen der Chromatophoren nur Modifikationen einer Zellform darstellen, die durch die jeweils bestehenden Raumverhältnisse bedingt sind.

In ihrer einfachsten Form (Fig. 6 und 13, Taf. V) sind die plattenförmigen, epithelartig zusammengefügt Chromatophoren der Rückenseite etwas unregelmäßig polygonal begrenzte, dünne Scheiben. Manchmal entsenden sie kleine Fortsätze in die Lücken zwischen die benachbarten Zellen. Bei tiefer Einstellung sieht man aber oft, daß von den Kanten oder der Unterseite dieser Chromatophoren längere, mäßig verzweigte Ausläufer abgehen, die sich unter die benachbarten Zellen erstrecken oder in das Innere des Körpers tiefer eindringen (Fig. 8 und 9, Taf. V). Man ist zunächst geneigt, sie als tiefer gelegene, anders geformte Chromatophoren aufzufassen; aber an Stellen, an denen die Chromatophoren nicht so dicht zusammenschließen, läßt sich der Zusammenhang mit den scheibenförmigen Zellteilen einwandfrei feststellen. Bisweilen treten an Stelle der Ausläufer nur leistenartige Vorsprünge oder flügelartige Anhänge an der Unterseite dieser Farbzellen auf, die sich in der Flächenansicht als undeutliche, dunkle Streifen darbieten.

Die genannten Ausläufer lassen sich natürlich auch auf Schnitten feststellen (Fig. 17, Taf. V). Sie schieben sich zwischen die Zellen des Fettkörpers ein und dringen manchmal beträchtlich weit in das Innere des Körpers. Ferner zeigt ein Vergleich von Querschnitten aus verschiedenen Stellen des Abdomens, daß die dicht unter dem Epithel gelegenen Abschnitte der Zellen am stärksten im mittleren Teil des Hinterleibs abgeplattet sind, kaudalwärts dagegen an Dicke zunehmen. Die Abplattung der äußeren Teile dieser Chromatophoren wird offenbar durch die Anwesenheit des Fettkörpers bedingt, der alle Lücken zwischen den Organen ausfüllt und den Körper der Larven prall auftreibt. Durch den so erzeugten Druck werden die Chromatophoren gegen die Hypodermis gepreßt und abgeflacht.

Im mittleren Teil der Zelle gewahrt man oft eine kleine, hellere

Stelle, welche die Lage des K e r n s anzeigt. Die Größe des Kernes ist im Verhältnis zur ganzen Zelle auffallend gering, wenigstens wenn man die Verhältnisse bei den Wirbeltiermelanophoren zum Vergleich heranzieht.

Im T h o r a x gehen von den Zellen regelmäßig Ausläufer ab, die sich übereinander schieben und damit eine Lagerung der Zellen in verschiedenen Ebenen einleiten, so daß sie in der ganzen Dicke des K o p f e s verteilt erscheinen.

Es sei hier nochmals daran erinnert, daß auch die Chromatophoren auf den Tracheenblasen von *Corethra* plattenförmige Gestalt besitzen und trotzdem nach der Auffassung von P o u c h e t mesodermalen Ursprungs sind (s. o.).

Am meisten ähnlich den bekannten schwarzen Chromatophoren der Wirbeltiere sind die s t e r n f ö r m i g e n Pigmentzellen der Bauchseite, die in einigen Punkten auch an die Chromatophoren der Krebse erinnern (Fig. 10—12, Taf. V). Von dem kleinen zentralen Zellteil gehen spärliche, ziemlich dicke Ausläufer nach verschiedenen, meist in der Ebene der Haut gelegenen Richtungen ab. Diese Fortsätze verbreitern sich zu dünnhäutigen Platten, die nur noch kurze spitze Ausläufer zeigen. Besonders schön läßt Fig. 14, Taf. V, diesen Verzweigungstypus erkennen. Eine solche Form der Ausläufer ist bei Wirbeltieren selten. Hier verdünnen sich die Fortsätze der Pigmentzellen bekanntlich allmählich, indem sie sich reichlich verzweigen. Dagegen kommt die Ausbildung derartiger Endplatten bei Krebsen öfter vor, wie z. B. ein Blick auf die Abbildungen bei D e g n e r (1912, S. 24, Textfig. 2) belehrt. Daß es sich hier um mehr wie zufällige Ähnlichkeit handelt, zeigen die gleich zu besprechenden Verhältnisse über die Reihenanzahl der Pigmentkörnerchen.

Der dritte Typus, die s t r a n g f ö r m i g e n Chromatophoren, ist zunächst durch die gestreckte Form des Zelleibes gekennzeichnet, die sich dem röhrenförmigen Innenraum des Bein- und Fühlerskelettes anpaßt. Der kleine Kern liegt meist an einer etwas aufgetriebenen Stelle. Von dem strangförmigen Zellteil gehen dünne Ausläufer ab, die manchmal nur aus einer oder wenigen Körnerchenreihen nebeneinander bestehen können. Bisweilen kommen in den Beinen mehrere solcher Chromatophoren in e i n e r Extremität vor. Auch entsenden wohl benachbarte Chromatophoren des Rumpfes ihre Ausläufer in den basalen Abschnitt der Beine hinein.

Allen Chromatophoren der Phloeothripiden scheint immer nur ein Kern zuzukommen. Die Kerne der Farbzellen sind, wie schon gesagt, auffallend klein im Verhältnis zur Gesamtgröße der Zelle. Sie lassen sich auch auf Schnitten nachweisen (Fig. 17, Taf. V) und sind dicht von den Pigmentkörnchen umlagert.

Irgendwelche Anzeichen, die auf die Gegenwart eines Zentrums bzw. einer Sphäre hinwiesen, habe ich nicht feststellen können.

Die Gesamtzahl der Chromatophoren einer Larve beläuft sich auf etwa 150—200 Stück.

Wie sich bei starken Vergrößerungen erkennen läßt (Fig. 13 und 14, Taf. V), sind die Pigmentkörnchen, an welche der Farbstoff der Zellen gebunden ist, im allgemeinen nicht ganz regelmäßig geformt, länglich bis rundlich, leicht kantig. Die Größe der Granula schwankt beträchtlich in verschiedenen Zellen, wie ein Vergleich benachbarter Zellen ohne weiteres erkennen läßt (Fig. 15a und b, Taf. V), innerhalb derselben Zellen bleibt sie aber ziemlich gleich. Die Körnchen sind bei hoher Einstellung heller als bei tiefer, also stärker lichtbrechend wie ihre Umgebung. Sehr große Granula (Fig. 15a, Taf. V) zeigen bei hoher Einstellung scharfen dunklen Rand, eine mittlere helle Zone und dunklere Mitte. Daraus könnte man schließen, daß sie in der Mitte etwas eingesenkt sind, etwa wie die roten Blutkörperchen der Säugetiere.

Im polarisierten Licht erweisen sich die Pigmentkörnchen als doppelbrechend: sie leuchten bei gekreuzten Nicols im dunklen Gesichtsfeld hell auf und zeigen nach dem Einschalten eines Gipsplättchens Rot I O. deutlich Additions- und Subtraktionsfarben. Die Körnchen sind also Mikrokristalle.

Die natürliche Farbe der Körnchen erscheint ziemlich schwach, wenn man sie einzeln betrachtet. Es handelt sich eben bei dem Gesamteindruck der Farbe der Zellen um eine Wirkung zahlreicher übereinander gelegener Granula. Vereinzelt erscheinen sie meist in einem gelblichen Braunrot und nur selten finden sich hier und da ausgesprochen rotgefärbte Körnchen. Diese Schilderung bezieht sich auf Beobachtung bei weit geöffneten Beleuchtungskegeln, die für die Beurteilung einer Absorptionsfarbe am geeignetsten sind. Verkleinert man die Apertur der beleuchtenden Strahlen, so geht die Farbe mehr ins Bräunliche über.

Wenn man die in Balsam eingebetteten Larven bei auffallendem Licht unter schwächeren Vergrößerungen betrachtet, so erscheint die Farbe hell zinnoberrot an Stellen, an denen das Pigment dichter liegt, heller und mehr nach gelb hin dort, wo es in dünner Schicht ausgebreitet ist.

Um über die chemische Natur des Farbstoffes einigen Aufschluß zu bekommen, habe ich eine Anzahl von Reaktionen an aufgeklebten Schnitten angestellt, die entparaffiniert und mit Alkohol absolutus abgespült waren. Die trockenen Schnitte wurden mit einem Deckglas versehen, an dessen Rand ich die Reagenzien zusetzte. Ihre Wirkung beobachtete ich bei mittlerer Vergrößerung. „Reine“ Schwefelsäure färbte das rotgelbe Pigment der Phloeothripidenlarven schnell in gelb um; dann verschwand der Farbstoff ganz. „Reine“ Salpetersäure erzeugte eine bräunliche Verfärbung des Pigmentes, das nach kurzer Zeit vollkommen ausbleichte. „Reine“ Salzsäure ergab eine gelbe Verfärbung und bald darauf völliges Verschwinden des Chromatophorenfarbstoffes; das schwarze Pigment der Malpighischen Gefäße dagegen blieb von ihr unbeeinflusst, während Schwefelsäure und Salpetersäure diesen Farbstoff, wenn auch langsamer als das Chromatophorenpigment angriffen. Kalilauge veränderte den Farbenton des Pigmentes sofort in gelb; dann trat ein Verschwinden der Farbe ein; auch das Pigment der Malpighischen Gefäße wurde von ihr angegriffen. Ammoniakwasser bleichte das Pigment langsam; dagegen blieb das Pigment der Malpighischen Gefäße von ihm unberührt.

Aus der geringen Widerstandsfähigkeit des Pigmentes gegen Säuren und Alkalien geht hervor, daß es sich nicht um einen melaninartigen Farbstoff, wenigstens nicht um ein Melanin ähnlich dem der Wirbeltiere handeln kann. Uebrigens sind doppelbrechende Melaningranula bisher nirgends bekannt geworden. Da der Farbstoff ferner in Alkohol, Xylol und Chloroform unlöslich und anscheinend lichtfest ist, auch nicht den Farbumschlag in blau bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure zeigt, kann es sich sicher nicht um ein Lipochrom handeln. Wenn nun durch die angestellten Reaktionen Melanin und Lipochrom ausgeschlossen werden können, so reichen sie doch nicht aus, ein sicheres Urteil über die chemische Natur des Pigmentes zu fällen.

Im allgemeinen liegen die Granula regellos und dicht beiein-

ander in den Farbzellen. In den strangförmigen Chromatophoren der Fühler und Beine aber sind die Körnchen oft deutlich in Längsreihen geordnet. Dabei erscheinen manche Reihen zu mehreren bündelweise vereint (Fig. 16, Taf. V). Eine solche Reihenanordnung der Pigmentkörnchen ist sowohl in den Chromatophoren der Wirbeltiere (vor allem der Fische) als auch in denen der Krebse (D e g n e r 1912 neben anderen Autoren) nachgewiesen. Ein Vergleich mit den Abbildungen bei D e g n e r (Textfig. 3, S. 25) und die Untersuchung einiger Dauerpräparate von Mysideen brachte mich zur Ansicht, daß die Chromatophoren der Phloeothripidenlarven deutliche Anklänge an diejenigen der Krebse zeigen. Die Form der Verzweigung der sternförmigen Chromatophoren („Endplatten“), die Reihenanordnung in den Ausläufern und ihr Fehlen in den Endplatten stimmt mit den Verhältnissen bei den Krebsen überein.

D e g n e r hat neben anderen Autoren gezeigt, daß die Reihenanordnung der Körnchen in den Krebschromatophoren auf die Gegenwart von Achsenstäben zurückzuführen ist, die im Leben deutlich zu beobachten sind, im Dauerpräparat sich aber bis jetzt noch nicht darstellen ließen. Diese Achsenstäbe sind in den Ausläufern bündelartig, dicht beieinander gelagert, in den Endplatten dagegen strahlen sie aus und lassen weite Räume zwischen sich frei. Ich betrachte diese Achsenstäbe als Leitlinien für die Bewegung der Pigmentkörnchen, und bei einer solchen Auffassung erklärt sich ohne weiteres, daß die Reihenanordnung der Körnchen in den Endplatten verloren gehen muß, sobald sie hier den Kontakt mit den Achsenstäben aufgeben (vgl. W. I. S c h m i d t, 1917, S. 240). Ich möchte vermuten, daß auch den Chromatophoren der Phloeothripidenlarven solche Achsenstäbe zukommen.

Daß sich in den Chromatophoren der Phloeothripidenlarven Pigmentverlagerungen abspielen, dafür habe ich folgende Hinweise. Bisweilen fand ich kleine, kugelige, dichtgeballte Pigmentmassen, die sehr wohl das geballte Pigment einer einzelnen Zelle darstellen konnten. Allerdings war es nicht auszuschließen, daß es sich hier um Teile benachbarter Zellen handelte, vor allem auch, weil ich Uebergangsstadien zwischen verästelten und geballten Zellen vermißte. Dann aber bemerkte ich einmal, daß in dem röhrenförmigen Endabschnitt des Abdomens der Verlauf von Chromatophorenfortsätzen durch ganz vereinzelt Körnchen angedeutet wurde, die

wohl nicht anders als Pigmentgranula gedeutet werden können, die bei der Ballung in den Ausläufern zurückgeblieben sind. Diese Tatsache würde nicht nur für Pigmentverlagerung, sondern im besonderen für eine solche Verlagerung durch intrazelluläre Körnchenbewegung sprechen.

Betrachten wir zum Schluß noch die Chromatophoren am Querschnitt der Larve. Unmittelbar auf die dünne Kutikula folgt das einschichtige sehr stark von Delafields Hämatoxylin gefärbte Körperepithel, die Hypodermis, deren einzelne Elemente sich voneinander gelockert haben. Darunter erstrecken sich als dünne, etwas unregelmäßige Schicht die Chromatophoren, die in das Innere des Körpers hinein Ausläufer entsenden, welche die großen Zellen des Fettkörpers umfassen. Dieser Umstand läßt verstehen, wie ältere Beobachter (s. o. Jordan) den Fettkörper selbst für gefärbt halten konnten. In den Chromatophoren gewahrt man die Granula in ihrer natürlichen Farbe; daneben scheinen aber auch vom Hämatoxylin blaugefärbte Körnchen vorzukommen. Die unter den Chromatophoren in der Abbildung dargestellten rundlichen Gebilde sind Querschnitte der Längsmuskelfasern. —

Möge diese Untersuchung weitere Nachforschungen über das Vorkommen, den Bau und die Funktion der Chromatophoren bei Insekten anregen. Daß es sich bei den Phloeothripiden um ein ganz vereinzeltes Vorkommen handelt, ist nicht gut anzunehmen; denn man wäre alsdann genötigt, Dasein und Entstehen der Chromatophoren aus den besonderen Lebensbedingungen dieser Tiere zu erklären. Vielmehr scheint es mir nicht ganz ausgeschlossen, daß bei dieser primitiven Gruppe sich noch Ueberreste des Chromatophorensystems von den Krebsen her erhalten haben. Dafür spricht auch, daß sich nicht vereinzelte Chromatophoren finden, wie auf den Tracheenblasen von Corethra, sondern daß ein reich entwickeltes Chromatophorensystem vorliegt ganz ähnlich dem der Krebse.

Literaturverzeichnis.

- Balbiani, M., 1872. Mémoire sur le développement des arachnides.
Ann. des sciences nat. Zoologie. 5. sér. t. 18. p. 1—91. tab. 1—15.
Berlese, A., 1909. Gli Insetti. Vol. I. Milano.
Bloch, B., 1917. Das Problem der Pigmentbildung in der Haut. Arch.
f. Dermat. u. Syph. Bd. 124, S. 129—208, Taf. 6—10.

- Brauer, F., 1852. Ueber den Farbenwechsel von *Chrysopa vulg.* Schn. Verhandl. zool. bot. Verein Wien, Bd. 2, S. 12—14.
- Dahl, F., 1913. Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. I. Teil. Jena.
- Degner, E., 1912. Ueber Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. Z. f. wiss. Zool. Bd. 102, S. 2—78, Taf. 1—3.
- Fuchs, R. F., 1914. Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Handb. vgl. Physiol., herausgeg. von Winterstein 3. Bd. 1. Hälfte. 2. Teil. Jena.
- Jordan, K., 1888. Anatomie und Biologie der Physapoda. Z. f. wiss. Zool. Bd. 47, S. 541—620, Taf. 36—38.
- Kuklenski, J., 1916. Ueber das Vorkommen und die Verteilung des Pigmentes in den Organen und Geweben bei japanischen Seidenhühnern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, Abt. I, S. 1—37, Taf. I u. II.
- Leydig, F., 1851. Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. Ebenda Bd. 3, S. 431—451, Taf. 16.
- Pouchet, M., 1872. Développement du système trachéen de l'anophèle (*Corethra plumicornis*). Arch. de zool. exp. Vol. 1, p. 217—232, tab. 7, Fig. 1—5.
- Derselbe, 1876. Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journ. de l'anat. et de la physiol. p. 1—90 et 113—115, tab. 1—4.
- Rynberk, van, G., 1906. Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). Ergeb. der Physiol. von Asher u. Spiro. 5. Jahrg., S. 347—571.
- Schleip, W., 1911. Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus* (Phasmide). Zool. Jahrb. Bd. 30. Allg. Zool. S. 45—131, Taf. 1—3.
- Schmidt, W. I., 1917. Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. I, S. 98—259, Taf. 5—9.
- Schröder, Ch., 1912. Handbuch der Entomologie. 1. Lief. Jena.
- Strong, R. M., 1902. The development of color in the definitive feather. Bull. of the Mus. of comp. Zoology. Vol. 40, p. 147—186, Taf. 1—9.
- Uzel, H., 1895. Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königrätz.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen beziehen sich auf die Larven einer tubuliferen Thripide und sind nach Balsam-Totalpräparaten hergestellt, nur Fig. 17 nach einem Schnittpräparat. Soweit als möglich wurde bei der Anfertigung der Zeichnungen der Abbesche Zeichenapparat gebraucht; die Zeichenfläche befand sich im Abstand von 250 mm von der Austrittspupille des Mikroskops.

Fig. 1. Uebersichtsbild einer besonders kleinen Larve. Im Hinterleib segmentale, im Thorax und vor allem im Kopf mehr unregelmäßige Anordnung der Chromatophoren. Auch in den Beinen und Fühlern sind Farbzellen sichtbar. Die Malpighischen Gefäße

- schimmern als zwei dunkle Schlauchpaare durch. Vergrößerung 60:1. Zeiß' Apochromat 16 mm und Kompensationsokular 4.
- Fig. 2. Kopf und Thorax einer Larve mit zahlreichen, unregelmäßig geformten Chromatophoren. Vergr. 125:1. Zeiß' Apochr. 16 mm und Komp.-Ok. 8.
- Fig. 3. Chromatophoren-Anordnung auf der Dorsalseite einiger Abdominalsegmente. Vergr. wie Fig. 2 125:1.
- Fig. 4. Vorderbein mit strangförmigen Chromatophoren. Vergr. 250:1. Zeiß' Apochr. 4 mm u. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 5. Fühler mit strangförmiger Chromatophore. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 6. Plattenförmige Chromatophore von der Rückenseite eines Abdominalsegments, unverästelt; Kern als helle kreisförmige Stelle sichtbar. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 7. Zwei plattenförmige Chromatophoren von der Dorsalseite des Thorax mit Ausläufern, die sich übereinanderschieben. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 8 u. 9. Plattenförmige Chromatophoren von der Dorsalseite des Abdomens mit langen verästelten Ausläufern, die sich unter die Nachbarzellen erstrecken. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 10—12. Sternförmige Chromatophoren von der Ventralseite des Abdomens mit spärlichen Ausläufern, die sich am Ende schwimnhautartig verbreitern. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 13. Plattenförmige Chromatophore der Rückenseite. Granula in dünner Schicht gelagert. Vergr. 500:1. Zeiß' Aporchr. 2 mm N. A. 1.30. u. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 14. Sternförmige Chromatophore der Bauchseite mit schwimnhautartigen Verbreiterungen der Ausläufer, in denen die Granula sehr locker gelagert sind. Vergr. wie Fig. 13 500:1.
- Fig. 15. a) große, b) kleine Pigmentgranula bei hoher Einstellung gezeichnet. Vergr. 1000:1. Zeiß' Apochr. 2 mm u. Komp.-Ok. 8.
- Fig. 16. Ausläufer einer strangförmigen Chromatophore aus dem Bein mit deutlicher Reihenordnung der Pigmentkörnchen im proximalen Abschnitt. Vergr. 500:1. Zeiß' Apochr. 2 mm u. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 17. Dorsaler Teil eines Querschnittes durch das Ende des Hinterleibs. Unter der Kutikula die einschichtige Hypodermis, darunter die Chromatophoren, welche z. T. Ausläufer in das Innere des Körpers hineinsenden und die großen Zellen des Fettkörpers umfassen. In vier Chromatophoren die Kerne sichtbar. Unter den Chromatophoren Querschnitte von Muskelfasern. Färbung: Delafields Hämatoxylin. Vergr. wie Fig. 16; 500:1.

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

**für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte**

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und W. von Waldeyer-Hartz
in Berlin

Dreiundneunzigster Band

Zweites und drittes Heft

Mit 12 Tafeln und 26 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen
1919

Ausgegeben am 20. November 1919.

- schimmern als zwei dunkle Schlauchpaare durch. Vergrößerung 60:1. Zeiß' Apochromat 16 mm und Kompensationsokular 4.
- Fig. 2. Kopf und Thorax einer Larve mit zahlreichen, unregelmäßig geformten Chromatophoren. Vergr. 125:1. Zeiß' Apochr. 16 mm und Komp.-Ok. 8.
- Fig. 3. Chromatophoren-Anordnung auf der Dorsalseite einiger Abdominalsegmente. Vergr. wie Fig. 2 125:1.
- Fig. 4. Vorderbein mit strangförmigen Chromatophoren. Vergr. 250:1. Zeiß' Apochr. 4 mm u. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 5. Fühler mit strangförmiger Chromatophore. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 6. Plattenförmige Chromatophore von der Rückenseite eines Abdominalsegments, unverästelt; Kern als helle kreisförmige Stelle sichtbar. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 7. Zwei plattenförmige Chromatophoren von der Dorsalseite des Thorax mit Ausläufern, die sich übereinanderschieben. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 8 u. 9. Plattenförmige Chromatophoren von der Dorsalseite des Abdomens mit langen verästelten Ausläufern, die sich unter die Nachbarzellen erstrecken. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 10—12. Sternförmige Chromatophoren von der Ventralseite des Abdomens mit spärlichen Ausläufern, die sich am Ende schwimnhautartig verbreitern. Vergr. wie Fig. 4 250:1.
- Fig. 13. Plattenförmige Chromatophore der Rückenseite, Granula in dünner Schicht gelagert. Vergr. 500:1. Zeiß' Aporchr. 2 mm N. A. 1.30. u. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 14. Sternförmige Chromatophore der Bauchseite mit schwimnhautartigen Verbreiterungen der Ausläufer, in denen die Granula sehr locker gelagert sind. Vergr. wie Fig. 13 500:1.
- Fig. 15. a) große, b) kleine Pigmentgranula bei hoher Einstellung gezeichnet. Vergr. 1000:1. Zeiß' Apochr. 2 mm u. Komp.-Ok. 8.
- Fig. 16. Ausläufer einer strangförmigen Chromatophore aus dem Bein mit deutlicher Reihenanordnung der Pigmentkörnchen im proximalen Abschnitt. Vergr. 500:1. Zeiß' Apochr. 2 mm u. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 17. Dorsaler Teil eines Querschnittes durch das Ende des Hinterleibs. Unter der Kutikula die einschichtige Hypodermis, darunter die Chromatophoren, welche z. T. Ausläufer in das Innere des Körpers hineinsenden und die großen Zellen des Fettkörpers umfassen. In vier Chromatophoren die Kerne sichtbar. Unter den Chromatophoren Querschnitte von Muskelfasern. Färbung: Delafields Hämatoxylin. Vergr. wie Fig. 16; 500:1.

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

**für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte**

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und W. von Waldeyer-Hartz
in Berlin

Dreihundneunzigster Band

Zweites und drittes Heft

Mit 12 Tafeln und 26 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen
1919

Ausgegeben am 20. November 1919.

Inhalt.

Abteilung I.

	Seite
Morphologische Studien am Darmepithel von <i>Ascaris lumbricoides</i>.	
Von Philipp Stöhr, Würzburg	137
Hierzu Tafel VI und 3 Textfiguren.	
Die Entwicklung des Ausführungsgangsystems der Milchdrüse. Untersuchungen beim Rind.	
Von Markus Zschokke, Assistent am vet.-anat. Institut der Univ. Zürich. 5. Beitrag zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren	184
Hierzu Tafel VII und 1 Textfigur.	
Die Anlage und Entwicklung des Vornierenglomerulus bei anuren Amphibien (<i>Rana temporaria</i>) mit besonderer Rücksicht auf seine Gefäße.	
Von A. Hartmann, Assistentin am histologisch-embryologischen Institut München	210
Hierzu Tafel IX—XII und 13 Textfiguren	
Ueber die Menge und die Arten der durch die normale Milz gebildeten farblosen Blutzellen.	
Von Dr. Miklós v. Melczer (Budapest), Assistent	307
Bakteroiden, Mitochondrien und Chromidien. Ein Beitrag zur Entwicklung des Bindegewebes.	
Von Prof. Dr. E. Trojan (Prag). Aus dem zoologischen Institut der Deutschen Universität in Prag . .	333
Hierzu Tafel XIII, XIV und 4 Textfiguren.	

Abteilung II.

Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei <i>Dinophilus apatris</i> Korsch.	
Von Hans Nachtsheim. Aus dem Zoologischen Institut München	17
Hierzu Tafel II—V und 5 Textfiguren.	

Die Herren Mitarbeiter des „Archiv für mikroskopische Anatomie“ erhalten 60 Sonderabdrucke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

Morphologische Studien am Darmepithel von *Ascaris lumbricoides*.

Von

Philipp Stöhr.

Hierzu Tafel VI und 3 Textfiguren.

Einleitung.

Die Zahl der Arbeiten, welche die Erforschung der Struktur und der Funktion der Darmzellen der Askariden zum Ziele haben, ist eine ziemlich beträchtliche. Von den älteren Autoren haben sich Schneider, Leuckart, Leydig, van Gehuchten und van Bömmel mit diesem Thema beschäftigt. An neueren Arbeiten sind vor allem diejenigen von Bilek, Goldschmidt, v. Kemnitz und Quack anzuführen. Der Umstand, daß die erwähnten Forscher beim Studium des gleichen Gegenstandes des öfteren zu verschiedenen Resultaten gelangen, hat einerseits häufig ein ursächliches Moment in der verschiedenen Gebrauchsweise der Technik. Andererseits bietet die mehr oder weniger große Variationsbreite verschiedener Zellstrukturen der Festlegung einer Norm nicht geringe Schwierigkeiten. Ferner scheint mir noch der Punkt Berücksichtigung zu verdienen, daß sowohl Menge und Art der aufgenommenen Nahrung, wie vor allem das jeweilige Stadium der Verdauung dem Bilde einer Zelle ein verschiedenes Gepräge geben können. Ob wir allein aus der Zahl der protoplasmatischen Einlagerungen einer Darmzelle dazu berechtigt sind, ein Ruhestadium oder augenblickliche Tätigkeit anzunehmen, halte ich einstweilen für sehr fraglich. Aus der rein morphologischen Betrachtungsweise heraus, die in vorliegender Arbeit angewendet wurde, sind wir jeden-

falls nur imstande in der Zelle ein gewisses Stadium der Verdauung zu erkennen. Ueber ein Ruhestadium oder über den Grad der Tätigkeit, können wir mit Sicherheit gar keine bestimmten Aussagen machen.

Methode.

Die frisch aus dem Schlachthause gelieferten, lebenden Tiere wurden der Länge nach aufgeschnitten, nachdem sie an beiden Enden fixiert waren. Der Darm wurde sofort herausgenommen, in kleine Stücke zerschnitten und diese dann in die betreffenden Fixierungsflüssigkeiten gebracht. Für die Hämatäinfärbung, die hauptsächlich im Stück durchgeführt wurde, ergaben Fixierung in Kalibichromat-Osmiumsäure und Chromosmiumessigsäure die besten Resultate. Im zweiten Fixierungsmittel wurde die Essigsäure nur auf ein Minimum (3 Tropfen Eisessig auf 15 ccm 1% Chromsäure) beschränkt. Ferner wurden Darmstücke in 10% Natriumchlorid-Formol 4 Wochen liegen lassen, kamen dann auf 24 Stunden in Kalibichromat-Osmiumsäure, worauf die Objekte aus 50% Alkohol in Hämatäin in toto durchgefärbt wurden. Als weitere Fixierungsmittel dienten Sublimat-Kochsalz und Sublimat-Essigsäure, Trichlormilchsäure, ferner Carnoys Gemisch, Alkohol-Formol und Alkohol absolutus.

Das Einbetten in Paraffin von 62° geschah ganz allmählich und nahm etwa 4—5 Tage in Anspruch, wobei den in Chloroform befindlichen Objekten Paraffin nur in kleinen Teilen zuerst zugesetzt wurde; so blieben in diesem Gemisch die Stücke bei Zimmertemperatur 24 Stunden stehen, kamen dann ebensolange auf den Bratofen von 35°, wurden dann auf die gleiche Zeit in denselben hineingebracht, bei welchem Verfahren unter allmählichem Zusetzen von Paraffin die besten Resultate erzielt wurden.

Zur Färbung dienten besonders die folgenden Plasmafärbungen und zwar:

1. Hämatäinfärbung nach O. S c h u l t z e,
2. Eisenhämatoxylinmethode nach H e i d e n h a i n,
3. A l t m a n n s Methode mit der Modifikation nach K u l l,
4. Mitochondrien-Methode nach B e n d a.

Außerdem wurden die gewöhnlichen Kern- und Plasmafärbungen angewendet, wie Hämatoxylin nach D e l a f i e l d, E h r l i c h, H a n s e n, ferner die verschiedenen Karmine, Toluidin,

Orange G. und Bleu de Lyon. Ferner wurde noch mit Resorcin-Fuchsin gefärbt und die Untersuchung des Glykogens nach den Methoden von Best und Mayer vorgenommen.

A. Basalmembran.

Die Basalmembran ist eine, das ganze Darmepithelrohr von außen umfassende, ziemlich dünne, 4—8 μ breite Haut und bildet ein wichtiges Bindemittel der Zellen untereinander. Nach der Kaliumbichromat-smiumsäure-Hämatëin-Methode, deren Resultat ich immer als erstes meiner Beschreibung zugrunde legen will, besteht sie meistens aus zwei Schichten von homogener Beschaffenheit. Beide Schichten sind nicht ganz von gleicher Dicke, die innere ist häufig etwas breiter und weniger intensiv gefärbt, so daß wir wohl auch hieraus auf eine verschiedene Zusammensetzung, oder wenigstens auf eine verschiedene Dichte der Schichten schließen dürfen. Die äußere Fläche der Basalmembran ist stets glatt, die innere zeigt manchmal ganz geringe, wellenförmige Erhebungen von unregelmäßiger Beschaffenheit. Die Darstellung der Zweischichtigkeit der Basalmembran hängt sicher nicht allein von dem jeweiligen Durchtritt verdauter Nahrung durch die Darmwand ab, wie Quack meint, sondern die Fixierung spielt dabei auch eine wichtige Rolle. Nach der oben erwähnten Methode sind deutlich 2 Schichten zu erkennen (Fig. 1), während sich bei Fixierung mit Chromosmiumessigsäure und nachfolgender Färbung mit Hämatëin, meistens nur eine einzige, strukturelose Schicht feststellen ließ (Fig. 2). Nach Leydig, der übrigens seine Studien an *Ascaris megalocephala* gemacht hat, ebenso nach Goldschmidt und v. Kemnitz können in die Basalmembran Fortsätze des benachbarten Zellplasmas eindringen. v. Kemnitz will dieses Verhalten allerdings nur sehr selten beobachtet haben. Ich habe diesen Befund niemals gemacht, ebensowenig kann ich die Angaben von Leydig, van Bömmel und Goldschmidt bestätigen, wonach die basalen Fortsätze der Zellen die Basalmembran sogar ganz durchdringen sollen. Die von v. Kemnitz beobachtete „rostartige“ Durchbrechung der Basalmembran halte ich für ein Kunstprodukt. Von dem öfters behaupteten lamellosen Aufbau der Basalmembran konnte ich manchmal, namentlich bei der Methode von Heidenhain geringe Andeutungen finden. Allerdings schien mir hierbei eine artefizielle Entstehung durch das Mikrotommesser im Bereiche der Möglichkeit zu liegen.

Daß die innere Schicht manchmal von feinen Vakuolen durchsetzt ist, wie Quack angibt, habe ich auch nach Fixierung mit Sublimat-Eisessig und Färbung mit Delafields Hämatoxylin gesehen. Da jedoch die Beschaffenheit des übrigen Zellplasmas bei dieser Methode mancherlei Mängel aufwies, ich übrigens bei den anderen, besseren Methoden niemals Vakuolen in der inneren Schicht gefunden habe, so will ich auch diesen Befund für nicht ganz einwandfrei erklären.

Die Verbindung der Basalmembran mit dem benachbarten Zellplasma bietet dem Studium manche Schwierigkeit. Ich halte die Basalmembran an ihrer Innenfläche in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle für völlig glatt; infolgedessen müssen ihr auch die Epithelzellen vollkommen plan aufsitzen, wenn wir hier von der Krümmung des Darmrohres absehen wollen. Ich fand fast niemals eine konvexe Endigung der Zellen in die eingebuchtete Basalmembran, wie dies Leydig und Quack beobachtet haben. Wodurch die leistenartigen Erhebungen der Basalmembran zwischen den Zellen zustande kommen, die ein konvexes oder gar kegelig zugespitztes Ende (van Bömmel) der Zellen bedingen würden, glaube ich im folgenden gefunden zu haben.

Die Zellwand wird an ihrem basalen Ende von kurzen, bei den gebräuchlichsten Methoden sich gerade so wie die Basalmembran, welcher sie dicht aufsitzen, färbenden Fibrillen durchsetzt. Diese Fibrillen grenzen nun an im Inneren der Zelle befindliche, der Basalmembran gleichfalls aufsitzende kurze Fibrillen, die jedoch mehr nach der Mitte zu wegen der Nähe des Kernes und anderer protoplasmatischer Einlagerungen ganz allmählich kleiner werden (vgl. auch Stöhr, Lehrbuch der Histologie S. 52, Aufl. 16). Bei ungenügender Fixierung, ungeeignetem Einbettungs- und Färbungsverfahren ballen sich immer diese Fibrillen zusammen und es gewinnt den Anschein als sende die Basalmembran Fortsätze zwischen die konvex endigenden Zellen hinein. Die Fibrillen in der Zellwand als die längsten und offenbar stabilsten bleiben hierbei in ihrer Lage unverändert, die benachbarten kleineren Fibrillen von der Zellmitte legen sich an diese ganz dicht an, so daß in der Profilansicht das Bild das dem Zwischenraum gleicht, den zwei gleich große, sich berührende Kreise zwischen ihrem Umfang und der gemeinsamen Tangente entstehen lassen. Die Tangente würde der Basalmembran entsprechen.

Daß die Basalmembran „kurze zapfen- und lamellenartige Vorsprünge“ in das Zellplasma aussende, wie Quack an der Hand einer äußerst undeutlichen Figur (Taf. II, Fig. 36) zu zeigen bestrebt ist, kann ich nicht bestätigen. Auf der Querschnittsfigur 6, welche sieben Zellen direkt oberhalb der Basalmembran quer getroffen zeigt, ist nichts von derartigen Vorsprüngen zu sehen, hingegen hat die Zellwand durch die kurzen, starken Fibrillenstäbchen eine außerordentliche Verstärkung erfahren. Man vergleiche hierzu die Zellwand in den Figuren 7 und 8.

Nun will ich aber auf ein Verhalten der Basalmembran hinweisen, das von dem bisher geschilderten ganz erheblich abweicht. Ich fand nämlich bei einem mit NaCl-Formol und nachfolgend Kaliumbichromat behandelten, mit Hämatëin gefärbten Darmstück Fortsätze von der Basalmembran ausgehend, wie dies in den Figuren 3 und 4 zur Darstellung gebracht ist. Die Fortsätze waren von äußerst unregelmäßiger Gestalt und Größe, ein längerer Fortsatz zeigte sehr oft hinwiederum verschiedene kleinere; des weiteren waren diese Erhebungen der Basalmembran nicht nur an den Zellgrenzen vorhanden, sondern sie ragten auch in das Zellplasma hinein. Die Fortsätze, die färberisch ein vollkommen gleiches Verhältnis wie die hier nur einschichtige Basalmembran zeigten, verzweigten sich dann meist ziemlich plötzlich in ein äußerst feines, sehr dichtes, zeichnerisch kaum darstellbares Fibrillenflechtwerk, in welches das später genauer zu beschreibende, längsverlaufende Fibrillensystem der Zelle ohne exakte Grenze, kontinuierlich mit verwoben war.

Es liegt nun nahe die Umstände zu untersuchen, unter welchen die Basalmembran ein derartiges, ich möchte sagen, aktives Verhalten zeigt, da wir doch, wie früher geschildert, irgendwelche, so stark hervortretende Aenderungen ihrer Innenfläche und so innige Verbindungen mit dem Zellplasma zu finden nicht in der Lage waren.

Die Untersuchung des zwischen Kern und Basalmembran gelegenen Raumes bietet dadurch manche Schwierigkeit, daß das undifferenzierte Zellplasma hier, wenn ich so sagen darf, von einer weniger konsistenten Beschaffenheit zu sein scheint. Ich glaube, daß sich ungemein häufig jenes Plasma um die vorhin erwähnten kurzen Fibrillenstäbchen verdichtet, so daß wir dann so oft die kleinen Hohlräume antreffen, wie sie von einem feinen protoplasma-

tischen Flechtwerk durchzogen sind. Jene Fortsätze, die in Figur 2 und 5 sichtbar sind, nehmen sicher nicht von der Basalmembran ihren Ursprung. Ich halte sie für undifferenziertes Plasma, das sich um die kurzen Fibrillenstäbchen verdichtet hat. Bei genauer Betrachtung geht übrigens auch hervor, daß jene scheinbaren Fortsätze färberisch ein anderes Verhalten wie die Basalmembran zeigen (Fig. 5).

Allein jene oben geschilderten, unregelmäßig gestalteten Fortsätze, die zwischen zwei Zellen sich manchmal sogar bis zur Höhe des Kernes erstrecken können, färben sich genau so dunkel wie die nur einschichtige Basalmembran und nehmen auch sicher von dieser ihren Ursprung.

Der Umstand, daß die Basalmembran, was ich sonst niemals beobachtet habe, hier in ihren Fortsätzen mit den Fibrillen in so innigem Kontakt steht, ferner daß die Fibrillen, ehe sie in die Fortsätze übergehen, ein feinstes Netzwerk untereinander bilden, in der Weise, daß sie zur Längsachse der Zelle ungemein häufig einen fast queren Verlauf nehmen, erscheint mir besonders der Beachtung wert. Wie ich später genauer schildern werde, bilden die Fibrillen in unmittelbarer Nähe des Kernes, oder in der zwischen Kern und Basalmembran gelegenen Zone, jedoch auch hier dem Kern mehr genähert, einen „Plexus“, der die einzelnen Fibrillen in der Nähe des Kernes miteinander verbindet. Dieser Plexus, der nach meiner Meinung in den Darmepithelzellen von *Ascaris lumbricoides* als fast konstant zu betrachten ist und von dem sich einstweilen nur mit Sicherheit behaupten läßt, daß er verschiedene Fibrillen der Zelle miteinander in Verbindung bringt, fehlt nun in diesem Falle fast vollkommen. So fand ich bei geeigneter Methode den Plexus im gewöhnlichen Darmquerschnitt etwa 170 mal — er kann übrigens infolge seines topographischen Verhaltens gar nicht in jedem Längsschnitt der Zelle gesehen werden — und in einem gleich großen Querschnitt in diesem Falle meist nur 3—4 mal. Ich glaube, daß bei diesem Individuum die Basalmembran die Funktion des fehlenden Plexus übernommen hat und ihre Fortsätze in dem benachbarten Zellplasma so die offenbar notwendige Verbindung der Fibrillen zustande kommen lassen. Man müßte nun erwarten, daß in denjenigen Zellen, wo ein solcher Plexus gefunden wurde, Fortsätze der Basalmembran vermißt würden. Dies ist in der Tat dann der Fall, wenn der Plexus zwischen Kern und Basalmembran einen rein queren Verlauf hat (Fig. 10), während bei schrägem oder paral-

letem Verlauf des Plexus zur Längsachse der Zelle die Fortsätze nur mehr oder weniger niedriger wie die der anderen Zellen waren.

Des weiteren fehlen hier noch die früher beschriebenen kurzen Fibrillenstäbchen, sowohl an den Zellgrenzen, wie an der Basis der Zellen selbst, so daß zweifellos die Basalmembran durch Aussenden ihrer Fortsätze deren stützende und festigende Funktion mit übernommen hat. Ich will ferner nicht verhehlen, daß in diesem Falle der Raum zwischen Kern und Basalmembran verhältnismäßig größer erscheint. Merkwürdig ist noch folgender Umstand: In keiner Zelle von jenem einzigen Individuum, das in seinem Darmepithel Fortsätze der Basalmembran aufwies, habe ich die später näher zu beschreibenden Schollen gefunden. Ebenso fehlten in der zwischen Kern und Basalmembran gelegenen Zone eingelagerte Körner, deren Vorkommen hier gewöhnlich die Regel bildete, fast ausnahmslos.

Immerhin scheint mir das merkwürdige Verhalten der Basalmembran in dem Fehlen des Plexus und der kurzen Fibrillenstäbchen sein am meisten begründetes ursächliches Moment zu besitzen. Ob das Unvermögen der Zellen ganz bestimmte Bildungen, die wir sonst zu finden gewohnt sind, aufzubauen, von irgendwelchem Einfluß auf die Basalmembran oder hinwiederum mit dem Fehlen des Plexus in Zusammenhang zu bringen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Dagegen ist ein genau gleichzeitiges Verdauungsstadium des ganzen Epithels, wonach es also in keiner Zelle noch zur Bildung von Schollen gekommen wäre, aus dem Vergleich mit anderen Schnitten mit Sicherheit auszuschließen.

B. Die fibrilläre Struktur des Protoplasmas.

1. Verlauf und Anordnung.

Am frischen in Körperhöhlenflüssigkeit befindlichen Präparat ist eine fibrilläre Struktur des Zellprotoplasmas deutlich wahrzunehmen. Äußerst feine Fäden durchziehen das Plasma in der Richtung vom Stäbchensaum bis zur Basalmembran in allen Regionen parallel zur Längsachse der Zelle. Der Verlauf der Fäden unter sich ist gleichfalls annähernd parallel.

In den nach der Schultze'schen Hämatäinmethode hergestellten Schnitten finden wir nun das ganze, völlig homogen erscheinende Plasma von dicht nebeneinander parallel zur Längsachse der Zelle verlaufenden, verschieden langen Fibrillen durchzogen

(Fig. 1). Die Fibrillen färben sich stark dunkel, sind in jeder Zone der Zelle anzutreffen und stehen an den Zellgrenzen in gleicher Dichte wie in der Mitte, wo sie jedoch den hier meist vorhandenen protoplasmatischen Einlagerungen gewöhnlich Raum geben müssen. Fehlen aber diese Schollen, so ist die Mitte und die Randzone einer Zelle an der Zahl und am Verlaufe der Fibrillen nicht zu unterscheiden. Ich verstehe hier unter Randzone das an die Nachbarzelle grenzende Drittel des Längsschnittes einer Zelle. Teilt man jedoch den Längsschnitt einer Zelle in drei übereinanderliegende Teile, so sieht man, daß das Verhalten der Fibrillen in diesen drei Regionen ein verschiedenes ist, ohne daß zwischen den einzelnen Abschnitten eine scharfe Grenze bestünde. Aus allen Figuren ist ersichtlich, daß die Fibrillen in dem oberen, dem Darmlumen zugekehrten Abschnitt zweifellos am dichtesten stehen (Fig. 1, 2, 4, 5). Schon bei schwacher Vergrößerung fällt die außerordentlich dichte fibrilläre Struktur des Plasmas sofort ins Auge, was man auch sehr schön nach der Benda'schen Methode, sowie bei Schnitten, die in Sublimat Eisessig fixiert und mit Delafield's Hämatoxylin gefärbt sind, beobachten kann. Nach der Mitte stehen die Fibrillen dann meistens etwas weniger dicht, werden sehr häufig kürzer und zeigen hier nach Fixierung in Sublimatgemischen und Färbung in Heidenhain's Eisenhämatoxylin Neigung zu feinem granulärem Zerfall (Fig. 2). Im untersten Drittel, namentlich in der Region oberhalb des Kernes nimmt die Dichte der Fibrillen meistens mehr oder weniger stark ab; auch sind diese hier wieder etwas länger wie in der Mitte (Fig. 2).

Betrachten wir nun noch das Verhalten der Fibrillen zu den beiden meist homogen aussehenden Zonen der Zelle, zu der „homogenen Plasmaschicht“ und zur Basalmembran.

Meistens ist ein direkter Uebergang der Fibrillen in die Deckschicht nicht zu beobachten, häufig ist sogar das fibrillär strukturierte Plasma von der homogenen Plasmaschicht durch einen ganz minimalen heller erscheinenden Zwischenraum getrennt. Auffallend ist übrigens, daß die Fibrillen, je mehr sie der homogenen Schicht genähert sind, um so kürzer werden, ja schließlich können sie sogar nur noch punktförmig erscheinen (Fig. 1, 5). Ich halte es immerhin für möglich, daß diese Punkte die Querschnitte von solchen Fibrillen darstellen, deren geradlinigem Verlaufe die offenbar festere homogene Schicht Widerstand entgegengesetzt hat, so daß nun die Fi-

brillen gezwungen wurden, die äußerste Grenze des filar-strukturierten Plasmas in querer Richtung zu durchziehen. Ferner wäre daran zu denken, daß nach den Beobachtungen von O. Schultze an der Parotis der Maus die Fibrillen hier gleichfalls in feinste Granula verfallen könnten, um auf diese Weise die Matrix für die Sekretkörner zu bilden. Immer ist jedoch eine solche, fast scharfe Grenze zwischen der Masse der Fibrillen und der völlig strukturlosen homogenen Schicht nicht vorhanden. Man findet des öfteren, daß die homogene Schicht kurze Fortsätze in das benachbarte Plasma aussendet. In diese Fortsätze können nun mehrere Fibrillen ganz allmählich übergehen, ohne scharfe Grenze ein feines Flechtwerk bildend (Fig. 1).

Ich möchte noch an dieser Stelle erwähnen, daß wir in der Zone direkt unterhalb der homogenen Schicht ziemlich häufig einen von Fibrillen fast vollkommen freien hellen Raum antreffen. Ein solcher Raum hat etwa die Form eines Bechers und kann seine Gestalt mehr oder weniger verändern; immer sind jedoch die äußeren Konturen rundliche oder ovale und erfahren niemals eine Einbuchtung. Die Fibrillen umgeben nun diesen Hohlraum in meist etwas dichter Anordnung, sich seiner äußeren Form anschmiegend (Fig. 2, 8).

Die Endigung der Fibrillen in der Zone direkt oberhalb der Basalmembran ist sehr schwierig zu beobachten. Die selbst in der Zellwand befindlichen Fibrillen gehen sicher in die schon früher erwähnten, der Basalmembran fest aufsitzenden, kurzen Stäbchen allmählich über. Doch scheinen mir die in der Mitte befindlichen Fibrillen auch vor der Basalmembran frei endigen zu können oder dort wenigstens mit den kurzen Stäbchen, die früher als Basalfilamente beschrieben wurden, nicht sehr fest verbunden zu sein, da ich sehr häufig zwischen Fibrillen und den Stäbchen keinen Kontakt finden konnte (Fig. 11). Der Uebergang der beiden Gebilde ineinander ist auch hier nur ein allmählicher, während er in der Zellwand selbst manchmal deutlicher hervortreten kann (Fig. 1). Es ist jedoch nicht immer der Fall, daß die Fibrillen in einem geradlinigen und zueinander parallelen Verlauf das Plasma durchziehen. Des öfteren fand ich eine mehr oder weniger stark hervortretende wellenförmige Anordnung, besonders im oberen, dem Darmlumen zugekehrten Drittel. Der wellenförmige Verlauf trat besonders schön zutage, wenn ein Fibrillenbündel von der obersten Zone durch die Mitte der Zelle hindurch bis zur Region oberhalb des Kernes in seiner ganzen Länge

zu verfolgen war (Fig. 5). Hierbei war auch eine einzelne Fibrille auf eine Wegstrecke, die manchmal zwei Drittel der Länge des filar-strukturierten Plasmas umfaßte, deutlich zu erkennen. Ich möchte noch erwähnen, daß in jenem Falle, wo die Basalmembran die unregelmäßigen Fortsätze zeigte, ein stark wellenförmiger, manchmal sogar fast querer Verlauf der Fibrillen in der zwischen Kern und Basalmembran gelegenen Zone zutage trat, ehe die Fibrillen in die so innige Verbindung mit den Fortsätzen eingingen (Fig. 3 und 4).

2. Der in der Nähe des Kernes befindliche Plexus.

Ich möchte hier noch ein Gebilde erwähnen, das stets in nächster Nähe des Kernes zu finden oder gar der Kernmembran selbst angelagert war und in inniger Beziehung mit den Fibrillen stand. Schon bei mittlerer Vergrößerung fielen in der zwischen Kern und Basalmembran befindlichen Zone, meistens jedoch dem Kern an seinem unteren Pol dicht angelagert, oder in der schmalen, den Kern seitlich umgebenden Region kleine Schollen oder kurze Stränge auf, die fast die gleiche Färbbarkeit wie der Nukleolus zeigten. Diese kurzen, stark färbbaren Stränge lösten sich bei starken Vergrößerungen stets in einzelne Fibrillen auf, welche dicht nebeneinander gelagert waren. Ein solches Fibrillenbündel konnte man am deutlichsten an der Außenseite des Kernes verfolgen, welcher es oft in ihrer ganzen Längenausdehnung angelagert war (Fig. 12 a, b). Das Bündel verlief an beiden Enden meistens spitz zu und verbreiterte sich in der Mitte ganz allmählich, so daß öfters ein spindelförmiges Aussehen zutage trat. Am unteren Kernpol konnte ich ziemlich oft ein rein quer verlaufendes, kurzes Fibrillenbündel beobachten, welches mit dem oberen Rande seiner breiteren Mitte die Kernmembran zweifellos berührte (Fig. 13 a). Dagegen war niemals am oberen Pol ein quer verlaufendes Fibrillenbündel zu sehen. Zwischen dem rein queren Verlauf des am unteren Pol befindlichen Bündels und dem geraden des einer Außenseite des Kernes angelagerten Bündels — ich habe in jeder Zelle nur ein einziges Bündel gefunden mit einer Ausnahme, wo zwei vorhanden waren — gibt es nun, was die Lage zur Längsachse der Zelle anbetrifft, alle möglichen Uebergänge. Es findet sich dann ein von der Außenseite

des Kernes nach dem unteren Pol hinzielender mehr oder weniger stark schräger Verlauf, manchmal sieht man wie sich ein solches Fibrillenbündel der Oberfläche des Kernes auf einer Seite eng anschmiegt, manchmal läuft das Bündel so gestreckt am Kern vorbei, daß es zweifellos nur mit einem kleinen Teil, meistens mit der verbreiterten Mitte die Oberfläche des Kernes berühren kann. Wird nun ein am unteren Pol des Kernes befindliches Bündel, welches zur Längsachse der Zelle einen rein senkrechten Verlauf hat, quer getroffen, so können wir die einzelnen Fibrillen deutlich als Punkte wiedererkennen. Ein solcher Querschnitt ist natürlich, je nachdem die Mitte oder ein Ende des Bündels getroffen ist, breiter oder schmaler, aus mehr oder weniger Fibrillen zusammengesetzt. Der größte Querschnitt, den ich antraf, entspricht etwa dem Umfange eines Nukleolus. Natürlich finden sich auch ziemlich häufig Schrägschnitte vor, so daß manchmal von dem Fibrillenbündel nur sehr wenig zu sehen ist (Fig. 13 b; Fig. 14 a, b). Wir finden von dem Fibrillenbündel gar nichts, wenn der Schnitt derartig orientiert ist, daß es durch den Kern oder Teile desselben vollständig verdeckt wird oder wenn sich das Bündel in seiner Gesamtheit in dem durch das Messer entfernten Teile der Zelle befindet. Hierbei ist natürlich Vorbedingung, daß es sich nicht um ein Bündel handelt, welches in rein zur Schnittrichtung querem Verlaufe die ganze Breite der Zelle durchzieht, da wir sonst auf jedem Sagittalschnitt Teile des Bündels finden müßten. Ein solcher Plexus, wie ich das Bündel nennen will, umgibt also nicht den ganzen Kern wie ein Netz, sondern er liegt meist nur einem kleinen Teil der Kernoberfläche dicht auf und auch in diesem Falle gewöhnlich nicht mit seinen sämtlichen Fibrillen, sondern nur mit einem Teil derselben. Der Plexus steht mit den übrigen Fibrillen in engem Zusammenhang. Einen Uebergang einzelner Fibrillen — meistens handelt es sich nur um wenige — in die beiden Enden des Plexus konnte ich ganz deutlich feststellen (Fig. 10, 12 a, b; 13 a).

3. Die Färbbarkeit der Fibrillen.

Bei Fixierung mit Kaliumbichromat-Osmiumsäure erscheinen die mit Hämatëin gefärbten Fibrillen schwarz oder dunkelgrau, je nach der Länge der Einwirkungsdauer der Farbe. Die Fibrillen erscheinen völlig homogen und sind in allen Zonen der Zelle gleich

intensiv gefärbt. Verwendet man bei der gleichen Färbemethode Chromosmiumessigsäure als Fixierungsmittel, so sind die Fibrillen im oberen und unteren Drittel der Zelle in etwas dunklerem Ton gehalten, wie in der Mitte. Auf Querschnitten sind die Fibrillen als tiefschwarze Punkte sichtbar. Die schwächere Färbbarkeit der Fibrillen in der Mitte der Zelle tritt auch bei der Benda'schen und Heidenhain'schen Methode deutlich hervor. Nach dem ersteren Verfahren sind sie violett, völlig homogen, mit Eisenhämatoxylin sind sie in einem schiefergrauen Ton gehalten, im allgemeinen etwas undeutlicher zu sehen und zeigen Neigung zu feinkörnigem Zerfall, vor allem in der Mitte der Zelle. Die intensivere Färbbarkeit der Fibrillen im oberen Drittel ist gut sichtbar; man kann diese Erscheinung auch schon bei Schnitten, die in Sublimatgemischen fixiert und mit Hämatoxylin nach Delafield gefärbt sind, einigermaßen erkennen. Nach der Altmann'schen Methode sind die Fibrillen in jeder Zone der Zelle von gleichroter Farbe und völlig homogen. Daß ein einzelnes Fibrillenstäbchen in feine Körner hinwiederum auflösbar sei, habe ich, die Heidenhain'sche Methode ausgenommen, nur äußerst selten beobachtet. Es scheint mir also die Körnerform nicht allein, wie Mislawsky meint, als artefizielle Fragmentierung infolge des Einflusses der Fixierung entstanden zu sein, was ich übrigens beim Gebrauch von Sublimatgemischen zugestehen will.

Daß der einzelne Fibrillenfaden nochmals abwechselnd hellere und dunklere Querbänder erkennen ließe, konnte ich nirgends finden. Doch glaube ich, daß solche Bilder vor allem im oberen Drittel der Zelle infolge der wellenförmigen Anordnung der Fibrillen hervorgetäuscht werden können, vor allem dann, wenn die Ebene der Welle zu der des Schnittes senkrecht steht, wir also nur immer kurze Strecken einer Fibrille zu beobachten imstande sind. Ist die Möglichkeit gegeben eine einzelne, stark geschlängelte Fibrille, deren Wellen zu der des Schnittes parallel verlaufen, auf eine längere Wegstrecke zu verfolgen, so ist von irgendeiner Struktur der Fibrille selbst nichts zu sehen. Der Uebergang der Fibrillen in die homogene Plasmaschicht oder in die kurzen, der Basalmembran aufsitzenden Stäbchen ist auch färberisch ein ganz allmählicher; das gleiche ist bei der Verbindung der Fibrillen mit dem um den Kern gelagerten Plexus der Fall.

Die Färbbarkeit des Plexus ist nun von derjenigen, der mit ihm

so eng verbundenen Fibrillen eine ganz verschiedene. Bei den von mir hauptsächlich angewendeten Methoden, fällt sofort auf, daß sich stets die Fibrillen des Plexus viel intensiver färben als die übrigen Plasmafibrillen, eine Erscheinung, die wohl auch infolge des an und für sich stärkeren Baues der Plexusfibrillen noch deutlicher zutage tritt. Ja man kann sogar behaupten, daß es bei verschiedenen Methoden näher liege das tinktorielle Verhalten des Plexus mit dem des Kernchromatins wie mit dem der Plasmafibrillen zu vergleichen. Mit der Hämäteïnmethode färben sich bei Konservierung mit Chromosmiumessigsäure die Plexusfibrillen wie erwähnt dunkler als die Plasmafibrillen, ja sogar noch etwas dunkler wie der Nukleolus und das freie, feinkörnige Chromatin. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich bei Anwendung dieser Methode das färberische Verhalten des Plexus dem der kurzen Stäbchen, welche der Basalmembran aufsitzen, gleichsetze (Fig. 11). Nach der Heidenhainschen Methode ist der Plexus noch intensiver wie jene kurzen Stäbchen gefärbt, dagegen heller, wie der ganz dunkle Nukleolus. Altmanns Säurefuchsin endlich läßt den Plexus, ebenso wie die Benda'sche Färbung sehr scharf hervortreten. Nach Altman sind die Plexusfibrillen viel dunkler wie die übrigen Fibrillen, lassen sich jedoch in ihrer Tingierung mit den Basalfilamenten gar nicht vergleichen, da letztere die rote Farbe, ebenso wie die violette in der Benda'schen Methode, fast gar nicht oder in nur ganz geringem Grade annehmen. Eine auffallende Uebereinstimmung besteht jedoch bei Anwendung des Säurefuchsin zwischen den später zu erwähnenden feinen chromatischen Körnern am Rande eines Nukleolus und den Plexusfibrillen. Letztere treten in stark dunkelroter Färbung gerade so wie die erwähnten Chromatingebilde deutlich zutage. Ich möchte gleich hier erwähnen, daß ich einen Chromatinaustritt aus dem Kern, oder irgendeine Verbindung der genannten Chromatinteile mit dem Plexus niemals beobachtet habe. Nach Fixierung in Sublimatgemischen und Färbung mit Delafield's Hämatoxylin ist der Plexus deutlich sichtbar, jedoch nicht mehr in seine einzelnen Fibrillen aufzulösen und liegt meistens wohl infolge von Schrumpfungerscheinungen etwas weiter von der Kernmembran weg, so daß er als ein kleiner Ballen dunkler gefärbten Protoplasmas erscheint.

Ich möchte hier nun die Frage aufwerfen, ob das von mir beschriebene filare Gerüst aus Fibrillen besteht, von denen jede einzelne die ganze Länge der Zelle durchzieht oder nur aus einer großen

Anzahl kürzerer Fibrillenstäbchen. Die für die von mir angewendeten Methoden notwendige Feinheit der Schnitte wirkt natürlich der genauen Verfolgung einer einzelnen Fibrille auf eine größere Strecke hindurch sehr entgegen. Immerhin ist es mir gelungen einzelne Fibrillen, besonders in der Mitte der Zelle auf mindestens zwei Drittel der Länge des ganzen filar-strukturierten Plasmas genau ohne jede Unterbrechung zu beobachten. Es handelte sich hier um Fibrillen, die das mittlere und untere, der Basalmembran zugekehrte Drittel der Zelle durchzogen. Obwohl im oberen Drittel infolge der früher erwähnten, stärkeren wellenförmigen Anordnung und der größeren Dichte die genaue Verfolgung einer einzelnen Fibrille auf eine längere Strecke fast ganz unmöglich ist, so glaube ich doch immerhin rückschließend aus den in den beiden anderen Dritteln der Zelle beobachteten langen Fibrillen (Fig. 5) mit größter Wahrscheinlichkeit den Satz aufstellen zu können, daß einzelne Fibrillen die ganze Länge der Zelle durchziehen. Nun ist es allerdings kaum möglich, daß dies für alle Fibrillen zutrifft. Denn zweifellos stehen die Fibrillen im oberen Drittel der Zelle ganz erheblich dichter, wie in den beiden anderen Dritteln, es müßten in der zwischen Kern und Zellwand gelegenen Zone die Fibrillen viel enger zusammengedrängt verlaufen, als dies tatsächlich der Fall ist, es bliebe vor allem in der Mitte gar kein Platz für die im Protoplasma beobachteten Einlagerungen oder die Fibrillen müßten um diese Einschlüsse in viel dichter Anordnung verlaufen, was ich aber niemals gesehen habe. Sollte tatsächlich ein Zusammenhang aller im oberen Zelldrittel befindlichen Fibrillen mit den entsprechenden Fibrillen der unteren Regionen bestehen, so müssen wir das Vorhandensein reichlicher Anastomosen da annehmen, wo die fibrilläre Anordnung von der dichteren in die weniger dichte übergeht. Solche Anastomosen habe ich mehrmals beobachtet, jedoch bedeutend seltener als man eigentlich erwarten müßte, ein Umstand, der wohl zum Teil durch die außerordentliche Dichte der Fibrillen bedingt ist, die im Verein mit ihrer wellenförmigen Anordnung ein exaktes Studium der fibrillären Details so schwierig gestaltet. Sind hingegen die Anastomosen in der Tat so selten, wie ich gefunden habe, so müssen wir im oberen Drittel der Zelle die Existenz kürzerer Fibrillen, welche zwischen den ganz langen Fibrillen frei gelegen sind, annehmen. Die Annahme endlich, daß ein Teil der Fibrillen im mittleren und unteren Drittel der Zelle seine Färbbarkeit allmählich so sehr verloren hat, daß eine mikroskopische

Unterscheidung von dem umgebenden Plasma nicht mehr möglich ist — womit aber keineswegs gesagt sein soll, daß nicht noch eine chemische bestünde — scheint mir immerhin einige Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch zu nehmen. Es würde dieser Schluß die Seltenheit der Anastomosen einigermaßen erklären. Ob die Vermutung richtig ist, daß die Fibrillen vor allem in der Mitte der Zelle mit den gerade hier befindlichen Schollen irgendwie — vielleicht an deren Aufbau durch Abgabe eines Teiles ihrer Stoffe — in Verbindung stehen, halte ich für fraglich.

4. Die Darstellung der filaren Struktur bei anderen Autoren.

Sehr eingehend mit den fibrillären Strukturen in den Darmzellen der Askariden hat sich Bilek beschäftigt, nachdem schon Vejdovsky vorher das gleiche Thema beim Darmepithel von *Ascaris ensicaudata* bearbeitet hatte. Nach der Bilekschen Darstellung „wird der Kern von einer spärlichen Fibrillenmasse umgeben, aus welcher zahlreiche kürzere Fibrillen, zu einem konischen Bündel geordnet, dem nahen proximalen Zellrand zustreben, während sie gegen das Darmlumen besenförmig auseinanderlaufen“. Ich kann diese Angaben, die Bilek an der Hand einer ziemlich ungenügenden Zeichnung zur Darstellung bringt, nur teilweise bestätigen. Daß die Fibrillen den Kern allseitig wie ein feines Gitterkörbchen umgeben, ist nicht der Fall. Bilek hat wohl hier zum Teil den Plexus gesehen, der jedoch nur einem ganz geringen Teil der Kernmembran aufgelagert ist. Es läßt sich auch aus der Figur 1 der Bilekschen Arbeit (1910 b) nirgends klar ersehen, daß die um den Kern befindlichen Fibrillen mit den übrigen in irgendeinem Zusammenhang stehen; die kurzen, der Basalmembran aufsitzenden Stäbchen sind überhaupt nicht sichtbar, der feine Stäbchensaum erscheint homogen, wie auch schon v. Kemnitz hervorhebt. Die Fibrillen zielen ferner niemals in ihrem Verlaufe in der Gesamtheit auf den oberen oder unteren Pol des Kernes, sondern sie behalten stets ihre zur Längsachse der Zelle annähernd parallele Richtung bei, auch in der um den Kern gelegenen Zone. Von Fibrillen vollkommen freie Partien der Zelle, wie sie Bilek darstellt, kommen niemals vor. Es scheint mir der eigentümliche Verlauf der Fibrillen, obwohl sich Bilek so viel auf seine Methode zugute tut, doch eine Erschei-

nung eines Schrumpfungsprozesses infolge nicht ganz geeigneter Technik zu sein, wozu ich auch die in Vakuolen eingebetteten Körnchen rechne. Ich habe niemals beobachtet, daß die Körnchen — welcher Art, läßt Bilek im Unklaren — in Vakuolen eingeschlossen waren. Ich möchte hier auch bemerken, daß Carnoys Flüssigkeit zur Darstellung des Fibrillensystems ungeeignet ist. Romeis bestätigt, allerdings bei *Ascaris megaloccephala*, den Verlauf der „Stützfibrillen“ in der Mitte der Zelle nach der Bilekschen Angabe und beschreibt noch einmal mehr an der Außenschicht der Zelle gelegen einen besonderen Plastosomenmantel. Aus einem mir unbekannten Grunde verzichtet er jedoch merkwürdigerweise seine Plastosomen gleichzeitig mit dem Fibrillenapparat in den Darmepithelzellen darzustellen. Mir ist es jedenfalls nicht gelungen bei *Ascaris lumbricoides* außer den Fibrillen — über ihre Natur will ich später berichten — noch einmal besondere Plastosomen zu finden. Sollte ein Vergleich zwischen dem Darmepithel von *Ascaris megaloccephala* und *lumbricoides* erlaubt sein, so scheinen mir doch die von Romeis beschriebenen Plastosomen oder die von Fauré-Fremiet dargestellten Mitochondrien mit meinen und wohl auch den Bilekschen Fibrillen völlig identische Gebilde zu sein. Daß auch meinen Bildern mit denen von Champy bei einigen Wirbeltieren dargestellten Figuren eine gewisse Ähnlichkeit nicht abzusprechen ist, möchte ich gleichfalls nebenbei bemerken. Schneider endlich beschreibt in seinem Lehrbuche in den Epithelzellen von *Ascaris megaloccephala* ein mit Eisenhämatoxylin deutlich färbbares, längsfädiges Gerüst, das nach seiner Angabe basal aus gleichmäßig verteilten Fäden, die in der Mitte mehr an der Peripherie der Zelle verlaufen, bestehen soll. Im distalen Drittel sollen diese Fäden wieder das ganze Plasma in gleicher Verteilung durchziehen. Daß die Fäden in der Mitte mehr an die Peripherie gedrängt sind, ist wohl auf das Vorhandensein der in der Mitte befindlichen, großen „Trophochondren“ zurückzuführen. Im übrigen ist aus der Figur mit Ausnahme der kurzen Basalstäbchen nicht allzuviel von einer fädigen Struktur zu sehen. Quack bestreitet nun überhaupt das Vorkommen eines intrazellulären Fibrillenbündels. Sie beschreibt nur kurze, kräftige Fibrillen, die von der Basalmembran ausgehend oft bis in die Höhe des Kernes zu verfolgen sind, jedoch stets in der Zellwand liegen und als Verdickungen derselben aufzufassen sind. Daß diese Fibrillen auf Querschnitten

punktförmig erscheinen sollen, kann ich aus ihren Querschnitten gerade nicht behaupten, zumal wenn ich die von mir dargestellten Querschnittsfiguren zum Vergleich heranziehe. Daß Quack von einem intrazellulären Fibrillenbündel nichts gesehen hat, liegt vor allem, soviel ich ersehe, am Gebrauch der Fixierungsmittel. Ihre vom Darmepithel von *Ascaris lumbricoides* dargestellten Präparate sind entweder mit Alkohol-Essigsäure oder mit Carnoy's Flüssigkeit behandelt und dann mit Hämalaun-Kalikarmin oder Eisenhämatoxylin gefärbt. Daß bei dieser Technik von einer fibrillären Struktur nichts oder nur sehr wenig zu sehen ist, kann ich allerdings bestätigen. Infolgedessen werden bei Quack besondere Plasmabrocken und Stränge beschrieben, die ich größtenteils für geschrumpfte und zusammengeballte Fibrillen halte. Ich rechne hiezu die in Taf. II, Fig. 28 abgelösten Brocken „Ps.“ und ich glaube auch in dem „funktionellen Basalplasma“ — ein Ausdruck, mit dem wohl nur sehr wenig gesagt ist — einige Reste des von mir beschriebenen Plexus zu erkennen. Aus einem Querschnitt, wie er in Fig. 19 dargestellt wird, geht doch wohl mit einiger Sicherheit hervor, daß wir es hier mit Schrumpfungsprozessen zu tun haben. Im übrigen führt Quack nicht den geringsten Beweis über die „Funktion“ des von ihr als Basalplasma beschriebenen Gebildes an, das in ähnlicher Weise schon Goldschmidt, Ehrlich und von Kemnitz zur Darstellung gebracht haben. „Daß wir es hier nicht mit «einem Chromidialapparat» zu tun haben“, scheint mir bei Quack nun ganz einfach der einzige Beweisgrund dafür zu sein, den Ausdruck „funktionelles Basalplasma“ für ein dunkler färbbares Gebilde zu gebrauchen, dessen Existenz bei *Ascaris lumbricoides* ich überhaupt stark in Zweifel ziehe, wenn es nicht mit dem früher beschriebenen Plexus, der auch einmal etwas tiefer liegen kann, identisch ist. Quack sagt selbst, daß es auf gewissen Querschnitten oft schwer zu entscheiden sei, ob man Basalplasma oder Fibrillen vor sich habe. Offenbar hat Quack von einer quergetroffenen Fibrille eine andere Vorstellung wie ich; ich kann mir als Querschnitt einer Fibrille immer nur einen Punkt denken — wenn der zeichnerische Ausdruck hier erlaubt ist, — während bei Quack als quergetroffene Fibrillen meist längliche, ganz unregelmäßige Gebilde, die manchmal feine, zackige Ausläufer haben, bezeichnet werden (Fig. 6, 8).

Da ferner Ehrlich nach seinen eigenen Angaben eine gute

Konservierung des Askarisdarmes nur mit Carnoys Gemisch, das meiner Ansicht nach zur Darstellung der fibrillären Struktur ungeeignet ist, erhalten konnte und zur Untersuchung feinerer Details nur die einfache Hämatoxylinfärbung verwendete, so glaube ich in dieser Methode den Grund gefunden zu haben, der das Vorkommen von Fibrillen in seinen Zeichnungen, vielleicht mit Ausnahme der Figur 86, völlig vermissen läßt. Ehrlich „bestätigt“ in seiner Arbeit vor allem das Vorhandensein eines dreifachen Chromidialapparates in den Darmepithelzellen von *Ascaris lumbricoides*, den Goldschmidt zuerst beschrieben hatte, obwohl sich in der Ehrlich'schen Arbeit kein Beweis dafür, daß irgendeine Beziehung zwischen den chromidialen Gebilden und dem Kern besteht, finden läßt. Bei v. Kemnitz finden wir übrigens gleichfalls, da er zur Fixierung vorwiegend alkoholische Gemische benutzte, von einer fibrillären Struktur nur vereinzelte Fäden dargestellt. Daß v. Kemnitz übrigens, wie Quack angibt, das Vorkommen eines intrazellulären Fibrillenbündels leugnet, ist nicht richtig, da v. Kemnitz gleich am Anfang seiner Arbeit behauptet, das Plasma der Zellen, das im allgemeinen einen wabigen Bau nicht sehr deutlich erkennen läßt, sei von Stützfibrillen durchzogen, da er ja auch in seiner Figur 14 Glykogen in kleinsten Mengen diesen Stützfibrillen adhären läßt. Der von Goldschmidt in den Zellen des Askarisdarmes beschriebene Chromidialapparat und die gegen diesen Befund von Bilek erhobenen Einwürfe sollen in einer späteren Kritik gewürdigt werden.

5. Ueber die Natur der Fibrillen.

Wirft man zunächst die Frage auf, ob die Fibrillen, wie ich sie in gefärbtem Zustande beschrieben habe, mit den feinen Fäden, die im frischen Präparat die Zelle durchziehen und die nach Meves, das „ältere oder frühere Mitom“ Flemmings darstellen, identisch sind, so habe ich keinen Grund daran zu zweifeln. Diese Fäden hält Meves mit seinen Chondriokonten, die er jetzt Plastosomen nennt, für völlig identisch. Da es sich im vorliegenden Fall nur um fädige Plastosomen handelt, so kann ich hier wohl den Ausdruck Plastokonten für die beschriebenen Fibrillen anwenden. Des weiteren haben Meves und Samssnow nachgewiesen, daß die Flemmingschen Fäden aus der gleichen Substanz wie die Alt-

mannschen Granula bestehen, wie denn ferner noch Meves an der substantiellen Identität der „Archoplasmakörner“ Boveris, der „Plastidulen“ der Gebrüder Zoja, und der „Mitochondrien“ Bendas festhält. Was nun die filare Struktur der Epithelzellen von *Ascaris lumbricoides* anbetrifft, so liefern die Methoden Schultzes, Altmanns und Bendas zweifellos die gleichen Resultate. Wenn ich die von mir beschriebenen Fibrillen als Plastokonten bezeichne, so gehe ich hierbei allerdings von der Voraussetzung aus, daß Plastosomen in den Zellen des erwachsenen Tieres persistieren können, eine Voraussetzung, die Meves bei vielen Zellarten des erwachsenen Tieres für eine feststehende Tatsache hält. Ob die Entstehung neuer Plastokonten an schon vorhandene Plastokontensubstanz geknüpft ist, läßt sich aus rein morphologischer Betrachtungsweise nicht sagen, ebensowenig sind wir hier imstande über die Art des Wachstums der Plastokonten sichere Angaben zu machen.

Nun scheint es mir jedoch außerordentlich schwierig zu sein, eine genaue Definition der Plastosomen geben zu können. Nach Meves handelt es sich hierbei um „Körner oder Fäden spezifischer Natur, welche vielfach schon intra vitam sichtbar sind; sie sind in allen Zellen des embryonalen und in zahlreichen Zellen des ausgewachsenen Körpers vorhanden; sie werden durch stärkere Säuren oder stärker saure Fixierungsmittel gelöst; sie können durch geeignete Methoden im mikroskopischen Bilde völlig oder nahezu völlig für sich allein dargestellt werden; sie bilden nach einer großen Anzahl von Autoren das Anlagematerial für die verschiedensten Differenzierungen, welche im Lauf der Ontogenese auftreten“. Ich habe aus der Meves'schen Definition die wichtigsten Punkte, die für die Plastokonten in den Darmepithelzellen in Betracht kommen könnten, ausgewählt. Des weiteren rechnet Meves zu den Differenzierungsprodukten der Plastosomen nicht nur die verschiedensten Faserstrukturen, wie Fibrillen usw., sondern auch die verschiedensten chemischen Erzeugnisse des zellulären Stoffwechsels z. B. Sekretkörner, Fett usw.; über die Art der Beteiligung der Plastokonten bei den Bildungsvorgängen in der Zelle wird hierbei nichts näheres ausgesagt. Es scheint mir nun außer ihrer Bedeutung als Anlagesubstanz für die Plastosomen nach Meves ein Charakteristikum zu sein, „daß sie bei den Bildungs- und Stoffwechselvorgängen in der Zelle überhaupt in irgendeiner Weise hervorragend beteiligt sind“.

Ehe ich auf die Funktion der Plastokonten in den Darmepithelzellen zu sprechen komme, möchte ich doch noch die Frage untersuchen, ob die protoplasmatische Zusammensetzung der Plastokonten in jeder Zellregion die gleiche ist. Ich habe früher erwähnt, daß die Fibrillen sich in der Mitte weniger intensiv färben, als im oberen und unteren Drittel der Zelle. Es scheint mir hieraus der Schluß berechtigt, daß die Beschaffenheit des Plasmas der Plastokonten in der Mitte eine andere ist, wie in den beiden übrigen Zelldritteln, sei es nun, daß die chemische Zusammensetzung eine veränderte ist, sei es, daß die Dichte des Plasmas in der Mitte eine geringere ist. Ich erwähne hier, allerdings nicht des Beweises halber, Bileks Angaben, wonach, als er die Darmepithelzellen nach der Goldschmitschen Methode behandelt hatte, die Fibrillensysteme namentlich im mittleren Teile der Zelle gänzlich zerrissen waren.

Betrachtet man, wie eine Fibrille an Intensität der Färbbarkeit allmählich zunimmt, ehe sie in den viel dunkler gefärbten Plexus, den ich zu den Plastokonten rechne, übergeht, so unterliegt es meiner Ansicht nach gar keinem Zweifel, daß die Zusammensetzung des Plasmas der Plastokonten eine variable sein kann. Ob wir aus der im oberen Drittel der Zelle beobachteten, stärker wellenförmigen Anordnung der Fibrillen irgendeinen Schluß auf eine veränderte Zusammensetzung des Plasmas der Plastokonten machen können, erscheint mir sehr fraglich. Ebenso haben wir natürlich gar keinen Beweis dafür, aus der wellenförmigen Anordnung der Plastokonten auf eine etwaige Kontraktilität schließen zu wollen.

Wenn ich nun auf Grund der unterschiedlichen Färbbarkeit der Plastokonten selbst und des Plexus auf eine Ungleichheit ihrer plasmatischen Zusammensetzung schließe, so muß ich hier nun noch die Beobachtung hinzufügen, daß die Plastokonten direkt, sowohl in die homogene Schicht, als in die sogenannten „Basalfilamente“, die ich nach der Altmannschen Methode nicht zu den Plastokonten rechnen kann, oder in die Basalmembran selbst übergehen können. Es wäre immerhin möglich, daß man auf Grund der beiden zuerst erwähnten, färberischen Tatsachen nur von einer verschiedenen Dichtigkeit des Plasmas der Plastokonten sprechen könnte, in den beiden zuletzt erwähnten Fällen muß man jedoch auf eine ganz allmähliche, chemische Veränderung des Plasmas

schließen, bis eben die plasmatische Zusammensetzung der homogenen Schicht oder der Basalmembran erreicht ist. Nehmen wir also an, daß eine Fibrille die Zelle in ihrer ganzen Länge durchzieht, so muß sie doch wohl in ihrem äußersten oberen und unteren Ende noch Elemente der homogenen Schicht, resp. der Basalmembran in sich haben, während ich es in der Mitte für zweifelhaft halte, ob wir es mit einer chemischen Veränderung, oder nur mit einer geringeren Dichtigkeit der protoplasmatischen Substanz zu tun haben.

Ich glaube nun, daß die Annahme richtig ist, wenn ich den Plexus für eine höher stehende plasmatische Einheit innerhalb des Plastosomenplasmas, sozusagen für Plastokonten von höherer Differenzierung halte. Ob auf diese „höhere Ordnung“ der Plastokonten die Nähe des Kernes von irgendwelchem Einfluß ist, ist eine Frage, die ich nicht zu entscheiden vermag; es liegt sehr nahe zwischen dem Plexus, welcher der Kernmembran häufig ganz dicht aufliegt, und dem Kernplasma oder dem Chromatin Beziehungen konstruieren zu wollen. Mir ist es jedenfalls niemals gelungen einen Austritt von Chromatin aus dem Kern, oder ein Eindringen von Fibrillen des Plexus in den Kern zu beobachten. Ich muß daher den Plexus als ein Plastokontenbündel höherer Ordnung auffassen. Wenn nun die einzelne Fibrille hinwiederum ihre protoplasmatische Beschaffenheit ändern kann, wie die Abnahme ihrer Färbbarkeit in der Mitte beweist, sich also hier von der Zusammensetzung des Plasmas der Plexusfibrillen noch weiter entfernt hat als an ihren beiden Enden, so könnte man sich nun auch theoretisch einmal vorstellen, daß eine Fibrille in der Mitte ihre Färbbarkeit soweit verliert, daß sie nicht mehr von dem umgebenden Plasma unterschieden werden kann, womit nun allerdings nicht gesagt sein soll, daß auch ihre chemische Beschaffenheit der des umgebenden Plasmas gleich ist. Es sei auch nebensächlich, wodurch das Verschwinden der Färbbarkeit verursacht würde, sei es durch chemische Umänderung, sei es durch äußerst geringe Verteilung der färbbaren Teile, sei es durch Zerfall in feinste Körner. Wir müssen dann umgekehrt annehmen, wenn eine solche nicht mehr färbbare Fibrille ihre frühere Färbbarkeit wieder erlangen will, sie von dem umgebenden Plasma Stoffe aufnimmt, die ihr die färberische Unterscheidung wieder ermöglichen. Das heißt also die plasmatische Zusammensetzung der Fibrillen ist eine andere, sozusagen höhere wie die

ihrer Umgebung. Wir müßten uns also dann das ganze Plastokontengerüst der Zelle aus „protoplasme supérieur“ bestehend denken, das erst wieder in das eigentliche, im vorliegenden Falle homogene Plasma eingelagert wäre. Ich zweifle nun nicht daran, daß die Plastokonten Gebilde höherer plasmatischer Struktur sind wie das umgebende Plasma.

Wenn wir nun noch von einer „filaren Struktur“ der Darmepithelzelle im Sinne Flemmings reden wollen, so müssen wir uns darüber klar sein, daß diese „filare Struktur“ des Plasmas nur wieder durch eine gewisse Anordnung höher strukturierter Plasmateile zustande kommt. Wollten wir aber das eigentliche, nicht differenzierte Plasma auf seine Struktureigentümlichkeiten untersuchen, jenes Plasma, das den größten Teil der Zelle einnimmt, die sogenannte „Interfilarmasse“, so erfahren wir meiner Ansicht nach aus dem Verlauf der Plastokonten darüber gar nichts. Es könnte dieses Plasma sehr wohl homogen, was ich für wahrscheinlich halte, feinkörnig oder auch wabenförmig angeordnet sein. Die Plastokonten wären im letzteren Falle in die zur Längsachse der Zelle parallel verlaufenden Maschen zu liegen gekommen. So halten auch Laguesse, Levi und Terni die Plastosomen für Zellorganellen, aus deren Eigenschaften wir uns über die übrige Plasmamasse kein Urteil zu bilden vermögen.

M. Heidenhain kommt auf Grund seiner Untersuchungen am Darmepithel des Frosches zu dem Resultat, daß die Darmepithelzelle infolge der seitlich von der Strukturachse abweichenden Lage des Kernes als ein Bilaterium aufzufassen sei. Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkte die Architektonik der Darmepithelzelle von *Ascaris lumbricoides*, so ist hier wohl die Längsachse des Kernes in den meisten Fällen in unmittelbarer Nähe und parallel der Strukturachse der Zelle gelagert oder die Längsachse des Kernes bildet manchmal vielleicht sogar einen Teil der Strukturachse der Zelle. Sicher ist die Lage des Kernes niemals eine solche, daß er mit einer Seite die Zellwand berühren würde; der Kern nimmt stets ungefähr die Mitte der Zelle ein und wird allseitig von den vorbeiziehenden Fibrillen umschlossen (Fig. 7). Bringt man aber die Lage des Plexus, der nur einen kleinen Teil der Oberfläche des Kernes überzieht, in Beziehung mit der Strukturachse der Zelle, so gibt es nur eine vertikale Ebene, die Kern und Plexus gleichzeitig in zwei gleiche Teile zerlegt. Die halbierten Teile des Plexus würden sym-

metrisch sein, wenn derselbe in seiner ganzen Ausdehnung rein vertikal oder an der unteren Fläche des Kernes rein horizontal verlief. Von einer ungleichen Zahl und Lage der einzelnen Plexusfibrillen will ich hierbei noch absehen. Da jedoch infolge der fast stets schiefen oder nur teilweise schiefen Lage des Plexus sich die halbierten Plexusteile nicht in der gleichen Horizontalebene befinden würden, so kann kein Grund dafür vorliegen in der Struktur der Darmepithelzelle von *Ascaris lumbricoides* Anzeichen von bilateraler Symmetrie zu erblicken, wenn es überhaupt erlaubt ist aus der Lage des Plexus zum Kerne derartige Schlüsse zu ziehen.

6. Die Funktion der Fibrillen.

Was das biologische Verhalten der Fibrillen betrifft, so bewegen wir uns hier fast ausschließlich auf dem Gebiet der Hypothese. Da mit den Tieren im Hinblick auf ihre Nahrungsaufnahme keine Experimente angestellt wurden, so ist ein abschließendes Urteil über die funktionelle Bedeutung der Fibrillen unmöglich. Es liegt zunächst nahe die Fibrillen als stützende Elemente im Zellplasma zu betrachten. Es wäre dann ihre Aufgabe dem von oben her auf den Darmzellen lastenden Druck in der geeignetsten Weise entgegenzuwirken und der von *Heidenhain* stammende Name *Tonofibrillen* würde ihrer Bedeutung wohl gerecht werden. Nun dürfen wir aber eine stützende Funktion nur denjenigen Fibrillen zuweisen, welche die Zelle in ihrer ganzen Länge durchziehen, oben in die homogene Schicht und unten in die kurzen, der Basalmembran aufsitzenden Stäbchen übergehen. Dies trifft aber nur für einen sehr kleinen Teil der Fibrillen zu, die meisten endigen kurz vor der homogenen Schicht frei, können also doch wohl nicht gut als stützende Elemente angesprochen werden. Wenn *Bilek* nur von Stützfibrillen spricht, so ist dieser Name nur zum Teil berechtigt. Im übrigen müßte nach der *Bilekschen* Figur die Hauptlast des Druckes, der Kern, oder besser die „spärliche Fibrillenmasse“, die um den Kern gelagert ist, aushalten. Es scheint mir doch recht unwahrscheinlich, daß Fibrillen, die an irgendeiner Stelle bedeutend schwächer sind, eine stützende Funktion haben sollen. Die weitere Hypothese *Heidenhains*, wonach den Fibrillen der Transport gelöster Nahrung, speziell des Wassers zukommen soll, würde gleichfalls nur für die ganze Länge der Zelle durchziehende Fibrillen zutreffend sein. Wir müßten dann eine Kapillarstruktur der Fibrillen annehmen.

Sollte ich nun den Fibrillen einen Anteil an den synthetischen Prozessen der Zelle zuschreiben, wie es Champy und Eklöf bei Amphibien und Säugetieren tun, so muß ich gestehen, daß ich für diese Anschauung gar keinen Beweis habe. Nach Champy zerfallen bei der Absorption die Fibrillen (Chondriokonten) in feine Körner, namentlich bei Eiweiß- und Fettzufuhr. Die verschiedenen körnigen Einschlüsse sollen zum Teil aus den Umwandlungen der Chondriokonten oder besser aus deren Reaktion mit dem umgebenden Plasma entstehen. Ich selbst konnte derartige Beobachtungen nicht machen. Nach Eklöf spricht ferner „die Tatsache, daß die Vermehrung der Chondriosomen in den dem Darmlumen am nächsten gelegenen Teilen stattfindet, für die Auffassung, daß die Chondriosomen in ihren synthetischen Prozessen Stoffe bannen, die von dem Lumen des Magen-Darmkanals kommen können“. Es ist zweifellos, daß die Fibrillen im oberen Drittel der Zelle dichter stehen, ja wir können sogar vielleicht hieraus vermuten, daß ihre Tätigkeit hier eine intensivere ist, aber einen Beweis ihrer Beteiligung an der Synthese der aufgenommenen Nahrung haben wir dadurch nicht. Ich selbst fand die Fibrillen bis jetzt außerordentlich inaktiv in ihrem Verhalten den in der Zelle sichtbaren Einlagerungen gegenüber. Sei es daß diese Einschlüsse nur aus Schollen bestanden, oder nur aus Fettkörnern, oder den „gelben Körnern“, sei es daß gar keine Einlagerungen vorhanden waren, die Fibrillen zeigten an Zahl und Art stets ihre Unveränderlichkeit. Ferner kann ich die Angabe Ehrlichs bestätigen, wonach die „Winkelzellen“ des Darmepithels Unterschiede im normalen Stoffwechsel gegenüber den „Medianzellen“ zeigten. Die fibrilläre Struktur ist jedoch meiner Ansicht nach in diesen verschiedenen Teilen des Darmquerschnittes durchaus die gleiche. Eine einzige Beziehung zwischen den Fibrillen und den protoplasmatischen Einschlüssen könnte man vielleicht in der Mitte der Zelle konstruieren. Hier ist, wie früher erwähnt, die Färbbarkeit eine geringere, hier ist die Stelle, wo gewöhnlich die großen, dunkel gefärbten Schollen entstehen. Für die Vermutung, daß die Fibrillen irgendwelche Stoffe zum Aufbau jener Schollen an dieser Stelle abgeben, habe ich aber nicht den geringsten Beweis.

Was die Funktion des Plexus anbelangt, so halte ich es zunächst für wahrscheinlich, daß seine Bedeutung darin liegt, eine Verbindung zwischen Fibrillen, die in verschiedenen Zonen des Querschnittes der Zelle verlaufen, herzustellen. Betrachtet man in den Figuren

10 und 11 das topographische Verhalten des Plexus zur Oberfläche des Kernes, so sieht man, daß sich der Plexus in Figur 10 ganz beträchtlich vom Kern entfernt hat, ja er nimmt hier bereits etwa die Mitte des zwischen Kern und Basalmembran gelegenen Raumes ein. Man könnte nun daran denken, der Plexus habe seine uns im übrigen völlig unbekannte Rolle an der Oberfläche des Kernes beendet — wenn er überhaupt in irgendwelche Verbindungen mit dem Kern eingeht — und sei nun in einem Stadium, wo er sich vom Kerne schon eine ziemliche Strecke entfernt hat, um schließlich bei weiterem Tiefertreten ganz mit der Basalmembran zu verschmelzen. Die Basalmembran würde dann die längsverlaufenden Fibrillen, die der Plexus bei seinem Tiefertreten mit sich gezogen haben müßte, verstärken, sie als Fortsätze ausbilden und schließlich die Funktion eines quer-verlaufenden Verbindungsstückes der Fibrillen untereinander übernehmen. Wir kämen dann wieder zu dem Schlusse, daß die Bedeutung des Plexus darin besteht — ob es die einzige ist, sei dahingestellt, — eine Verbindung zwischen den parallel zueinander verlaufenden Fibrillen herzustellen. Ich muß gestehen, daß ich keinen triftigen Einwand gegen diese Vorstellung einer Wanderung des Plexus habe, wenn sie mir auch etwas gekünstelt erscheint, da der tiefer tretende Plexus die mit ihm verbundenen Fibrillen nach sich ziehen, unter Umständen von der homogenen Plasmaschicht lösen müßte, wenn wir nicht ein gleichzeitiges Wachstum der Fibrillen annehmen wollen. Ob übrigens bei den Figuren 3 und 4 pathologische Verhältnisse mit im Spiele sind, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Doch ist es wohl erlaubt auch aus pathologisch erscheinenden Organen Schlüsse auf die Funktion normaler Zellen in gewissen Grenzen zu ziehen.

Für die Anschauung im Plexus sozusagen ein Zentrum für das ganze Fibrillensystem erblicken zu wollen, fehlt jeder Beweis. Ich möchte übrigens noch erwähnen, daß ich den Plexus, wie ich ihn in den Figuren 1 und 10 abgebildet habe, mit dem von Ehrlich, v. K e m n i t z und Q u a c k zwischen Kern und Basalmembran beschriebenen, dunkler gefärbten Protoplasma für identisch halte. Nicht daß ich zugäbe, der Plexus könnte auch einmal in Form eines derartigen Protoplasma Brockens erscheinen, sondern ich bin der Ansicht, daß die Fibrillen des Plexus infolge der ungeeigneten Fixierungsmethode der genannten Autoren zu einem undurchdringlichen Klumpen zusammengeschumpft sind, woher es dann auch

kommt, daß sich der Plexus Bezeichnungen wie basaler Chromidialapparat, metachromatischer Strang und funktionelles Basalplasma gefallen lassen muß.

Im großen und ganzen läßt sich also über die Funktion der Fibrillen mit Ausnahme der einer stützenden, die aber nur für die wenigsten Fibrillen zutrifft, nichts Sicheres aussagen. Die Meves'sche Anschauung, wonach den Plastokonten auch eine hervorragende Beteiligung bei den Bildungs- und Stoffwechselvorgängen zukomme, vermag ich wohl in den Darmepithelzellen von *Ascaris lumbricoides* als eine Wahrscheinlichkeit zu bezeichnen, sie jedoch nicht durch irgendeine beweisende Tatsache zu erhärten.

C. Die homogene Plasmaschicht.

Das tilar strukturierte Plasma der Zelle wird von dem Stäbchensaum noch durch eine dichte, gewöhnlich 2–3 μ breite Plasmaschicht getrennt, die von van Gehuchten als „cône homogène“ bezeichnet worden ist. Diese Schicht variiert zunächst in ihrer Breite ziemlich beträchtlich. Sie kann unter Umständen nur als ganz schmale Leiste erscheinen und andererseits über ein Drittel der Breite des Stäbchensaumes erreichen. Sie kann sich ferner an ihrer Grenze gegen den Stäbchensaum zu einem ganz feinen, etwas dunkler gefärbten Saum verdichten. Sie erscheint bei Fixierung mit Chromosmiumessigsäure oder Kalibichromat-Osmiumsäure vollständig homogen; ihre Grenze gegen das filare Zellplasma ist ziemlich uneben; häufig konnte ich kurze, in das Plasma hineinragende Fortsätze beobachten. Jedoch bestehen auch hierbei ziemlich erhebliche Variationen. Bei Fixierung mit Sublimatgemischen erscheint die Schicht meistens von fein alveolärem Bau, die Länge der Fortsätze nimmt etwas zu. Was die Bedeutung dieser homogenen Schicht anbetrifft, so erscheint es mir wahrscheinlich, daß sie einerseits sozusagen als Matrix für den Stäbchensaum anzusprechen ist, andererseits halte ich es für möglich, daß diese dichte Plasmaschicht dazu bestimmt ist das übrige Plasma der Zelle vor dem Eindringen schädigender Einflüsse vom Darmlumen her zu beschützen. K. C. Schneider nennt diese Schicht „nutritische Zone“ und behauptet, daß dieser Zellsaum ohne Zweifel zur Resorption der Nährstoffe in Beziehung stehe. Es ist natürlich klar, daß alle Stoffe, die in das innere Zellplasma gelangen, diese Zone passieren müssen;

insofern ist mit dem Wort „nutritivisch“ nichts Besonderes ausgesagt. Daß jedoch in der homogenen Schicht nicht nur eine resorbierende, sondern auch schon teilweise eine assimilierende Tätigkeit stattfindet, scheint mir daraus ersichtlich, daß ich manchmal hier feine Fettkörnchen vereinzelt aufgefunden habe (Fig. 2). Eine Wanderung freier Fettkörner vom Darmlumen her durch den Stäbchensaum ist wohl nicht anzunehmen, da ich im Darmlumen niemals freies, mit Osmiumsäure geschwärztes Fett gesehen habe. Daß die Fettkörner vom Innern der Zelle herkommen sollten, ist höchst unwahrscheinlich.

Nun beschreiben Goldschmidt, Ehrlich, v. Kemnitz und Quack in der Mitte der Zelle befindliche, dunkler gefärbte Brocken und Stränge von der verschiedensten Gestalt. Die genannten Forscher sind der Ansicht, daß diese Gebilde sich gleichsam wie Tropfen von den Fortsätzen der homogenen Zone, die baumartig verästelt sein sollen, abgelöst hätten. Goldschmidt und Ehrlich halten diese Zone für einen Teil des Chromidialapparates, bei v. Kemnitz in Figur 41 Tafel XXXVI nehmen die Fortsätze, die von der obersten Plasmaschicht, die hier übrigens undeutlich vakuolig strukturiert erscheint, ausgehen, eine ganz enorme Länge an; auch bei Quack finden wir sehr lange Fortsätze, besonders in Figur 18. Ich selbst habe an meinen Präparaten niemals derartig lange, an der homogenen Zone herabhängende Fortsätze beobachtet, doch gebe ich immerhin zu, daß eine solche Variabilität des Plasmas dieser Schicht möglich wäre. Was aber den genetischen Zusammenhang der erwähnten Brocken und Schollen mit dieser Zone betrifft, welchen die vier genannten Autoren sehr geneigt sind anzunehmen — Quack erscheint es sogar zweifellos —, so kann ich einer derartigen Anschauung in keiner Weise beistimmen. Denn die Brocken und Schollen — „Stränge“ habe ich gar nicht gesehen — zeigen färberisch ein ganz anderes Verhalten wie die homogene Schicht (Fig. 1 und 5) und daraus, daß sich bei Gebrauch von nur einer oder zwei Methoden eine zufällige tinktorielle Gleichheit der genannten Gebilde herausstellt, schon auf eine ursprüngliche Gleichheit der chemischen Zusammensetzung des Plasmas dieser Gebilde schließen zu wollen, erscheint mir gänzlich unangebracht. Auf die Natur dieser Brocken, sowie auf den Chromidialapparat komme ich später noch zurück. Ich möchte übrigens hier noch bemerken, daß die homogene Plasmaschicht in ihrem

färberischen Verhalten, das häufig ähnlich dem der Basalmembran ist, mehr oder weniger stark variieren kann.

D. Der Stäbchensaum.

Der meist 6—9 μ breite Stäbchensaum bildet die innerste, gegen das Darmlumen grenzende Schicht der Epithelzellen. Er ist von allen bisher genannten Autoren gesehen worden, ich füge noch Frenzel, Jägerskiöld, Studnička und Vignon hinzu. Ohne Zweifel ist der Stäbchensaum schwer zu konservieren; eine Methode aber deshalb als „verfehlt“ zu betrachten, weil sie nach der Anschauung von v. Kemnitz den Stäbchensaum homogen erscheinen läßt, halte ich nicht für richtig. Es scheint mir immerhin fraglich, ob nicht auch die jeweilige Zusammensetzung des Darminhaltes bei der Fixierung an dem homogenen Aussehen des Stäbchensaumes in irgendeiner Weise schuld sein kann. Ich habe daher kein Bedenken getragen, zwei meiner Figuren mit einem „homogenen“ Stäbchensaum hier abzubilden, ohne daß ich gerade meine Konservierungsmethode wie aus dem übrigen Zellbefund zu ersehen ist, für verfehlt erachtete. Ich fand auch bei Bilek und Ehrlich, sowie bei Quack (Taf. III, Fig. 11) einen homogen erscheinenden Stäbchensaum. Ueberdies scheinen mir die Stäbchen, wie sie v. Kemnitz in seiner Figur 40 abgebildet hat, sehr stark an das Schematische zu grenzen.

Der Stäbchensaum besteht bei *Ascaris lumbricoides* aus einer einzigen Reihe, zur Längsachse der Zelle parallelen, dicht nebeneinandergelagerten Stäbchen, die manchmal miteinander teilweise verklebt sein können, stellenweise vielleicht durch Sekretionsprodukte auseinandergedrängt werden können (Fig. 3). Die Stäbchen sind vollkommen homogen und färben sich in ihrer ganzen Länge überall gleich. Mit Hämäteïn färben sich die Stäbchen ziemlich dunkel. Die Bemerkung Quacks, wonach der Stäbchensaum die Färbung der Basalmembran annimmt, entbehrt jeder Genauigkeit. Ueberdies ist aus ihrer eigenen Figur 27 Taf. II deutlich zu ersehen, daß diese Behauptung nicht richtig ist; abgesehen davon, daß man den Stäbchensaum in seiner Färbbarkeit gar nicht mit der homogenen Basalmembran vergleichen kann. Die Stäbchen stehen nirgends miteinander in Verbindung. Daß der Stäbchensaum aus langgestreckten, von der Zelle sich erhebenden Wabenreihen gebildet werden soll, wie Quack angibt, konnte ich nicht finden.

Es ist nun sehr schwierig, vielleicht fast unmöglich zu beobachten, auf welche Weise die Stäbchen in dem darunter befindlichen, dunkler gefärbten Streifen der homogenen Plasmaschicht befestigt sind. *van Gehuchten*, *Studnička*, *Guieysse-Pelissier*, *Guerrini*, *Holmgren* nehmen an, daß diese feine dunkle Schicht aus feinsten Körnchen bestehe. *K. C. Schneider* nennt diese Zone, die *Quack* unnötigerweise Deckschicht getauft hat, „*Limitans*“ und behauptet, daß sie aus *Desmochondren*, nicht aus „*Basalkörnern*“ zusammengesetzt sei. Soviel ich an besonders günstigen Stellen sehen konnte, ist der dunkle Saum, den ich übrigens homogen abgebildet habe (Fig. 1 und 5), öfters in seiner Kontinuität unterbrochen, so daß es tatsächlich den Anschein gewinnt, als sei er durch eine Reihe nebeneinander gelagerter Körner gebildet. Ob diese Körner als in die homogene Plasmaschicht verankerte Basis der Stäbchen aufzufassen sind, ähnlich den Basalkörperchen bei den Flimmerzellen, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Daß die Stäbchen bei der Resorption durch Kapillarität wirken können, halte ich nicht für unmöglich.

Ich möchte hier noch kurz auf den von *van Gehuchten* beschriebenen Sekretionsvorgang eingehen. Nach der Schilderung dieses Autors wird der Stäbchensaum durch darunter angesammelte Sekretmengen abgehoben und durch die auseinandergedrängten Stäbchen ergießt sich dann, wie aus den Figuren sichtbar wird, ein feinkörniges Sekret in das Darmlumen. Diese Art der Sekretion wird nun von *Frenzel* und *Vignon*, ebenso von *Quack* für ein Artefakt erklärt und besonders *van Bömmel* hält diesen Vorgang für ein infolge Deckglasdruckes bedingtes Zerfließen des Plasmas. Ich selbst konnte mich am frischen Präparat von der Richtigkeit der Ansicht *van Bömmels* überzeugen. Es scheint vielleicht doch der Fall zu sein, daß in dem oberhalb der homogenen Plasmaschicht befindlichen, dunklen Saum feine Lücken vorhanden sind, durch die dann das unter Deckglasdruck gesetzte flüssige Zellplasma zu entweichen strebt. Daß die Basalmembran viel dichter konstruiert sein muß, wie die an das Darmlumen grenzenden Schichten der Zelle, ersehen wir daraus, daß ein Ausfließen des Plasmas infolge Deckglasdruck hier an der Basis der Zelle niemals stattfindet.

Das Schlußleistennetz umgibt die Zellen in Höhe des unter

den Stäbchen befindlichen dunklen Saumes der homogenen Plasmaschicht. Es färbt sich mit Hämatëin und Eisenhämatoxylin stark dunkel und nimmt nach den Methoden von Benda und Altmann die violette, bzw. rote Färbung der Fibrillen an. Auf Längsschnitten der Zellen erscheinen die Schlußleisten fast punktförmig, sind also sehr schmal. Unterhalb der Schlußleisten grenzen die Epithelzellen ohne Zwischenraum dicht aneinander (Fig. 9).

E. Der Kern.

Das Verhalten der Kernstruktur gegenüber der Kaliumbichromatosmiumsäure einerseits und den übrigen von mir benutzten Fixierungsflüssigkeiten andererseits ist ein so prinzipiell verschiedenes, daß es sehr schwer, vielleicht ganz unmöglich ist eine normale Anordnung der in das Kernplasma eingelagerten Teile festlegen zu wollen. Ich werde daher zuerst die Morphologie des Kernes an den mit Kaliumbichromatosmiumsäure fixierten Präparaten vorbringen und dann die mit Chromosmiumessigsäure, Sublimatgemischen usw. erzielten Resultate folgen lassen.

Der Kern liegt stets im unteren Drittel der Zelle in der Mitte, nicht weit von der Basalmembran entfernt und kann in seiner Lage zur Basalmembran mehr oder weniger variieren (Fig. 1, 2, 4). Ob mit der durch verschiedene Nahrungszufuhr hervorgerufenen verschiedenen Beschaffenheit und vielleicht auch verschiedenen Intensität des Stoffwechsels oder ob überhaupt irgendwie mit der Art und Weise, ev. auch zu einem bestimmten Zeitpunkt des Stoffwechsels ein Höher- oder Tieferücken des Kernes verbunden ist, konnte ich bis jetzt nicht beobachten. Der Kern nimmt mit seinem Breitendurchmesser ungefähr drei Viertel der Breite der Zelle ein, liegt jedoch niemals der Zellwand dicht an, sondern ist stets von dieser durch eine von Fibrillen durchzogenen Plasmaschicht, der auch Körner eingelagert sein können, getrennt. Die Oberfläche des Kernes ist im Längsschnitt der Zelle rundlich, rundlich-oval bis länglich-oval und erfährt durch den Druck des den Kern umgebenden Plasmas oder der dem Plasma eingelagerten Teile keinerlei Deformierung (Fig. 1, 4, 5, 10). Im Querschnitt ist das Verhalten der äußeren Form des Kernes gerade so, wie im Längsschnitt. Eine Deformität in der äußeren Kontur des Kernes, wie ich sie in Figur 11 abgebildet habe, ist höchstwahrscheinlich als ein geringer Grad von Schrump-

fung zu betrachten. Die äußere Form, die v. Kemnitz in den Figuren 14, 38, 39, 40 und 41 den Kernen gibt, ist sicher das Resultat einer ungeeigneten Technik. Der Kern zeigt stets eine deutliche Kernmembran.

Das Kernplasma ist bei dem hier verwendeten Fixiermittel vollkommen homogen, zeigt manchmal einige dunklere Stellen, die wohl als Verdichtungen des Plasmas aufzufassen sind. Ein Kerngerüst war bei dieser Methode niemals zu finden. Die direkt um den Nukleolus befindliche Zone erscheint häufig etwas heller (Fig. 10).

Was zunächst die Zahl der Nukleolen betrifft, so haben Ehrlich und Schneider merkwürdigerweise stets nur einen beobachtet; nach Vignon, Goldschmidt, v. Kemnitz und Quack können auch mehrere Nukleolen im normalen Kern vorkommen, ich selbst habe mehrmals vier, einmal sogar fünf Nukleolen gesehen (Fig. 12 a). Die Größe, sowie die äußere Form des Nukleolus ist ziemlichen Schwankungen unterworfen. Ist der Nukleolus etwa in der Mitte getroffen, so ist seine äußere Form in der Mehrzahl der Fälle annähernd rundlich, jedoch zeigen sich an der Oberfläche ziemlich häufig mehr oder weniger starke Ausbuchtungen, so daß man schon zweifellos dazu neigen kann, den Nukleolus als polymorph anzusprechen. Soviel ich bis jetzt gesehen habe, kann sich der Nukleolus auf das Doppelte seines gewöhnlichen Volumens vergrößern, ohne daß am Kern oder am übrigen Zellplasma irgendwelche Degenerationerscheinungen zu bemerken waren.

Der Rand des Nukleolus erscheint häufig bei mittlerer Einstellung dunkler gefärbt; wir können also wohl zu der Vorstellung gelangen, daß eine dichtere Schicht den inneren, feineren Teil der Nukleolarsubstanz wie eine Kugelschale umgibt. Diese äußere Zone des Nukleolus ist manchmal sehr intensiv gefärbt, kann jedoch immer heller werden, so daß sie schließlich von der inneren Schicht gar nicht mehr zu unterscheiden ist (Fig. 11). Das Innere des Nukleolus zeigt manchmal wabigen Bau, manchmal sind ganz feine Vakuolen sichtbar. Der Nukleolus kann manchmal in drei bis vier kleinere Teile zerfallen; ich glaube, daß wir uns auf diese Weise das Auftreten mehrerer Nukleolen im normalen Kern erklären müssen.

Nach Ehrlich besitzen nun *Actinosphaerium* wie *Ascaris* einen Amphinukleolus, d. h. einen Nukleolus, in welchem Chromatin und echte Nukleolarsubstanz in engem Bindeverhältnis zueinander stehen. Nach Hertwig ist die Sonderung dieses Amphinukleolus

in Chromatin und echte Nukleolarsubstanz bei Actinosphaerium das Zeichen der beginnenden Degeneration, die zur Bildung nukleolarer und chromatischer Riesenkerne führt. Ehrlich weist nun auf die Ähnlichkeit der von ihm am Askarisdarm festgestellten nukleären Degeneration mit den Hertwigschen Beobachtungen hin; er hält zunächst die Sonderung des Nukleolus in das sich intensiv färbende Chromatin und in die bedeutend heller gefärbte Nukleolarsubstanz für den Beginn einer Degeneration, während welcher auch das übrige Plasma der Zelle zuerst durch Auftreten größerer Vakuolen einer degenerativen Veränderung unterworfen sei.

Daß Chromatin und Nukleolarsubstanz sehr häufig, nach der Altmannschen Methode sogar fast immer, im mikroskopischen Bilde mehr oder weniger deutlich unterscheidbar sind, habe ich nun gleichfalls beobachtet. Wir sehen das intensiv rot (nach Altmann) gefärbte Chromatin in Form feinsten Körnchen an die Peripherie des Nukleolus gelagert (Fig. 13 a, b), manchmal sind die Chromatinkörner etwas weiter vom Nukleolus, der viel heller gefärbt ist, entfernt. Manchmal hat es auch den Anschein, als sei jene vorhin erwähnte, äußere Schicht des Nukleolus aus feinen Chromatinkörnern zusammengesetzt. In vielen Fällen finden wir auch nur ein einziges, frei im Kernplasma befindliches, jedoch stets in der Höhe des Nukleolus befindliches Chromatinteilchen, das sich jedoch durch seinen etwas größeren Umfang von den übrigen, an der Peripherie des Nukleolus sitzenden Chromatinkörnchen unterscheidet (Fig. 13 a, 1). Die Färbbarkeit sowohl des Chromatins wie der Nukleolarsubstanz kann innerhalb gewisser Grenzen schwanken, ja manchmal sind beide Komponenten nicht mehr sicher voneinander zu unterscheiden.

Die Behauptung Ehrlichs nun, daß eine Scheidung der chromatischen und nukleolaren Komponente des Amphinukleolus als Beginn einer nukleären Degeneration anzusprechen sei, kann ich in keiner Weise bestätigen. Es findet sich unterscheidbare Chromatin- und Nukleolarsubstanz in der überwiegenden Mehrzahl der Kerne, ohne daß am übrigen Zellplasma irgendwelche Degenerationserscheinungen zu bemerken gewesen wären. Ich halte diesen Befund für einen normalen, irgendeinen Zusammenhang mit dem Stoffwechsel der Zelle konnte ich nicht beobachten.

Es fragt sich nun, ob wir auf eine genetische Beziehung zwischen Nukleolarsubstanz und Chromatin schließen können. Wir finden

des öfteren einen einzigen, vollkommen homogen erscheinenden Nukleolus; es wäre immerhin möglich, daß diesem die Tätigkeit innewohnen könnte auf seiner Oberfläche jene dunkler gefärbte äußere Schicht zu bilden, die schließlich in einzelne Chromatinkörner zerfiel. Andererseits finden wir im Plasma des Kernes manchmal größere Chromatinkörner — bei Fixierung mit Kaliumbichromat-smiumsäure handelt es sich nur um eins bis drei — welche die gleiche Färbbarkeit haben wie der ganze Nukleolus, vielleicht gleichfalls ein Differenzierungsprodukt derselben darstellen könnten. Ehrlich hält eine genetische Beziehung zwischen Chromatin und Nukleolarsubstanz für wahrscheinlich, er fügt noch verschiedene Beobachtungen, die er bei jenen beiden Komponenten des Amphinukleolus während der Kerndegeneration gemacht hat, als Stütze jener Theorie an. Nun ruhen allerdings alle Schlüsse, aus denen wir einen Uebergang von Chromatin aus Nukleolarsubstanz oder umgekehrt konstruieren könnten, auf der Voraussetzung, die auch Ehrlich anführt, daß gleiche Färbbarkeit als Ausdruck gleicher chemischer Natur aufzufassen sei. Ich vermag nun eine derartige Voraussetzung, wie dies Ehrlich tut, ohne weiteres nicht für richtig zu halten, zumal wenn wir uns zum genauen Studium des Kernes wie Ehrlich nur des Hämatoxylin bedienen. Wir müßten dann den um den Kern gelagerten Plexus aus Chromatin bestehend halten, da sich nach der Altmannschen Methode beide Gebilde gleich intensiv rot tingieren. Daß dies nicht der Fall ist, können wir schon aus Figur 10 ersehen, wo der Plexus bedeutend heller wie der Nukleolus gefärbt ist. Andererseits ist in Figur 11 der Plexus erheblich dunkler wie die feinen Chromatinkörner tingiert, es ist also sicher nicht richtig aus gleicher Färbbarkeit bei nur einer Methode auf eine gleiche plasmatische Zusammensetzung zweier verschiedener Strukturteile schließen zu wollen. Ich führe hier noch jene in der Mitte der Zelle befindlichen Schollen an, die sich nach der Haidenhainischen Methode in der Tat wie der Nukleolus färben; nach der Schultzeschen Methode sind sie jedoch viel dunkler — häufig fast schwarz — wie der Nukleolus, ja auch wie das hellere Chromatin, wenn beide Komponenten getrennt vorhanden sein sollten. Bei Fixierung mit Sublimatgemischen und Färbung mit Delafieldschem Hämatoxylin — es handelt sich natürlich um benachbarte Stücke des gleichen Darmes — werden die Schollen überhaupt nicht, oder nur ganz schwach sichtbar, während der Nukleolus

scharf hervortritt. Es kann also gar nicht die Rede davon sein, daß die Schollen aus den nämlichen chemischen Bestandteilen wie der Nukleolus zusammengesetzt sein sollten. Ich glaube, wir dürfen nur dann von gleicher chemischer Beschaffenheit zweier Gebilde reden, wenn wir bei Anwendung der verschiedensten Methoden zu dem nämlichen Färbereultat gelangen, auch dann nur noch mit Vorsicht, da es meiner Ansicht nach auch auf die chemische Reaktion der unmittelbaren Umgebung des zu färbenden Körpers ankommt. Da ich also gleiche Färbbarkeit nicht ohne weiteres als Ausdruck gleicher chemischer Natur halte, da ich ferner nicht die genügende Anzahl der verschiedensten Methoden, die zum genauen Studium dieser Verhältnisse notwendig wären, angewendet habe, so fehlt fürs erste wohl am Darmepithel von *Ascaris* jeder Beweis für die Richtigkeit der Anschauung eines genetischen Zusammenhanges zwischen Chromatin und Nukleolarsubstanz.

Die Strukturverhältnisse des Kernes zeigten nun ein ganz anderes Aussehen, wenn an Stelle von Kaliumbichromatossmiumsäure andere Fixiermittel wie Chromosmiumessigsäure, Sublimatgemische, Carnoy's Flüssigkeit verwendet wurden. Die äußere Form war im wesentlichen die gleiche, doch das ganze Kernplasma zeigte sich hier von feinen Chromatinkörnern gleichmäßig durchsetzt (Fig. 2, 11). Ziemlich häufig waren diese Chromatinkörner durch feine Stränge miteinander verbunden, so daß ein Kernnetz, wie es auch Ehrlich beschrieben hat, das ganze Plasma durchzieht. Besonders deutlich tritt dies bei der Heidenhain'schen Methode zutage. Der Nukleolus sendet auch manchmal feine, kurze Fortsätze aus, die häufig ohne scharfe Grenze in die Fäden des Kernnetzes übergehen, so daß er in einer mehr oder weniger innigen Verbindung mit dem Kernnetz zu stehen scheint. Die dem Nukleolus zunächst angelagerte Zone des Plasmas erscheint infolge teilweisen oder völligen Mangels der Chromatinkörner heller. Es ist nun merkwürdig, daß wir bei diesen zuletzt erwähnten Methoden fast niemals jenen kleinen Körper antreffen, wie ich ihn in Figur 1 und 13 abgebildet habe, welcher aus Chromatin zu bestehen scheint und sich bei Fixierung mit Kaliumbichromatossmiumsäure sehr häufig findet. Ich füge hinzu, daß Darmstücke des gleichen Tieres in den verschiedenen Flüssigkeiten fixiert wurden, daß also bei Benützung der gleichen Färbemethoden derartige Strukturverschiedenheiten im Kernplasma wohl auf die Fixierung zurückzuführen sind. Ich glaube,

wir würden nun berechtigt sein, derjenigen Methode den Vorzug zu geben, deren Resultate uns dem Bilde des frischen Präparates am nächsten bringen. Leider ist es mir nun in der jetzigen Zeit nicht mehr gelungen, frische Askariden zu bekommen und für die Ansicht, daß bei Verwendung der Chromosmiumessigsäure usw. jener vielleicht konstante größere Chromatinkörper in feinste Chromatinkörnchen zerfallen könnte, habe ich keinen Beweis.

Mitosen habe ich nicht gefunden; dagegen habe ich einmal eine Zelle mit zwei Kernen beobachtet.

F. Die Einlagerungen im Protoplasma.

1. Fettkörner.

Fett, zu dessen Darstellung das Flemmingsche Gemisch verwendet wurde, findet sich meist in Form tiefschwarzer, kugeligter Tröpfchen, die manchmal ein mehr längliches Aussehen bekommen können. Stets zeigte sich das ganze Fetttröpfchen intensiv schwarz gefärbt; die Größe der einzelnen Fettkörner ist ganz beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Die größten Fettkörner nehmen etwa das Zehnfache an Volumen der kleinsten Formen, die ich beobachtet habe, ein. In den von mir untersuchten Epithelien fand ich Fett in der weitaus größten Mehrzahl aller Zellen, die Fettmenge war sehr stark variierend. Manchmal fanden sich nur ganz wenige, vereinzelte Fettkörner, manchmal traten dieselben, besonders am Uebergang vom oberen zum mittleren Drittel der Zelle dichtgehäuft auf (Fig. 4). Im oberen Drittel selbst sind die Fettkörner viel seltener anzutreffen, nur ganz vereinzelt kommen sie in sehr kleiner Form in der homogenen Plasmazone vor. Nach der Mitte der Zelle hin nehmen die Fettkörner an Zahl, manchmal auch an Größe zu. Sehr häufig sind die Fettkörner in der direkt oberhalb des Kernes befindlichen Zone in dichterem Ansammlung zu sehen, was namentlich bei Betrachtung des ganzen Epithels mit schwacher Vergrößerung sogleich ins Auge fällt (Fig. 5). Endlich kann man auch noch Fettkörner in vielen Fällen seitlich des Kernes und in der zwischen Kern und Basalmembran gelegenen Zone beobachten, manchmal vereinzelt, manchmal in größerer Zahl auftretend und dem Kern dicht anliegend (Fig. 2, 13 b). Das Auftreten des Fettes ist also an keine Zone der Zelle direkt gebunden. Im Darmlumen und im Stäbchen-saum habe ich Fett niemals finden können; wir müssen also an-

nehmen, daß die Synthese desjenigen Fettes, das die Osmiumsäure reduziert, in der Darmzelle selbst stattfindet, ohne daß ich mich auf die Fettdarstellung durch Osmiumsäure hier näher einlassen will. Eine Beteiligung der Plastosomen an der Bildung der Fettkörner oder eine Anordnung feinsten Fettkörner, welche der Struktur der Plasmosomen entspräche, habe ich nicht gesehen. Irgendeine Beziehung der Fettkörner zu den übrigen Einlagerungen des Protoplasmas konnte ich gleichfalls nicht finden. v. K e m n i t z hat ebenfalls eine Fettresorption nie beobachtet, merkwürdigerweise fand er Fett in den Epithelzellen selten oder nur in Spuren. Im obersten Drittel der Zelle scheint er Fettkörner überhaupt nicht beobachtet zu haben.

2. Die gelben Körner.

Ueber die Natur der gelben, lichtbrechenden Körnchen gehen die Ansichten der Autoren teils sehr weit auseinander, teils sind die verschiedenen Urteile darüber so unbestimmt gehalten, daß es aus der Literatur ziemlich unmöglich ist, sich eine klare Vorstellung von jenen Gebilden zu machen. In der vorliegenden Arbeit soll nur das Wenige über jene Körner ausgesagt sein, was ich auf Grund rein morphologischer Betrachtungsweise über ihr Verhalten in Erfahrung bringen konnte.

Die Körnchen sind an Schnitten, die in Kaliumbichromat-osmiumsäure fixiert und nach S c h u l t z e, A l t m a n n und B e n d a gefärbt sind, sehr deutlich zu beobachten. Sie erscheinen hier meistens als helle, bräunlichgelbe, lichtbrechende Körper und übertreffen an Zahl gewöhnlich die Fettkörner in ziemlich erheblichem Grade. In ihrer Form sind sie meist rundlich, doch können sie manchmal auch ein vollkommen polymorphes Aussehen gewinnen. In ihrer Größe variieren sie weit weniger wie die Fettkörner. Sie nehmen meistens das Volumen der größten Fettkörner ein und entfernen sich nicht viel, weder zu- noch abnehmend, von dieser Größe. Was die topographische Lage der gelben Körner betrifft, so scheint ihr Vorkommen erheblich mehr an eine bestimmte Region der Zelle gebunden zu sein, wie dies bei den Fettkörnern der Fall ist. In der homogenen Plasmaschicht kommen die gelben Körner zunächst niemals zum Vorschein, im oberen übrigen Drittel der Zelle sind sie noch viel spärlicher zu finden, wie die Fettkörner. Dagegen finden sie

sich im mittleren und unteren Drittel der Zelle bis zum oberen Pole des Kernes außerordentlich zahlreich, teils verstreut, teils in kleineren oder größeren Haufen zusammengeballt vor (Fig. 1, 2, 5). Manchmal kann man direkt Reihen von gelben Körnern, die zur Längsachse der Zelle parallel gestellt sind, beobachten. In der Region zwischen Kern und Basalmembran sind die gelben Körner äußerst selten und dann nur vereinzelt anzutreffen.

Ich glaube nun nicht, daß wir in den gelben Körnern Gebilde vor uns haben, die stets von der gleichen chemischen Beschaffenheit sind, wie wir dies bei den Fettkörnern wohl annehmen können. Die gelben Körner zeigen nämlich färberisch ein ziemlich verschiedenes Verhalten, sie erscheinen vom hellen Braungelb bis zum dunkeln Schwarz in der Hämateinfärbung oder bis zum dunkeln Rot in der Altmannschen Methode in allen Uebergängen. Es hat den Anschein, als seien, wie ich oft beobachten konnte, die meist in der Zellmitte befindlichen Schollen aus gelben Körnern zusammengesetzt, welche die dunkle Tingierung jener Schollen angenommen haben. Verfolgt man die verschiedenen Uebergangsformen genauer, so sieht man, daß an der Peripherie der gelben Körner zuerst ein dunkler Ring deutlicher hervortritt, allmählich gewinnt das Zentrum ein dunkleres Aussehen, bis schließlich die Färbbarkeit der Schollen erreicht ist und die zusammengeballten Körner ohne Uebergang miteinander zu einer mehr oder weniger intensiv dunkelschwarz färbbaren Masse verschmelzen. Ich habe in Figur 1 deutlich alle Uebergangsstadien der gelben Körner abgebildet. Daß es sich bei den dunkler schwarz gefärbten Körnern nicht etwa um unvollständig gefärbte Fettkörner, wie „Ringkörner“ usw. handelt, ersieht man daraus, daß nach der Altmannschen Methode der Uebergang zur dunkleren Färbbarkeit in roter Farbe erfolgt (Fig. 5, 14 b). In Figur 3, einer Zelle, die durch die Größe der gelben Körner stark auffiel, sind die Uebergangsstadien besonders scharf zu sehen. Es zeigt sich ferner, daß manche Körner konzentrische Schichtung aufweisen, und daß einige von ihnen mit ganz kurzen Fortsätzen ausgestattet sind, so daß das ungefähre Aussehen einer Stechapfelform von Erythrocyten zustande kommt. Ueber die Bedeutung der gelben Körner ist bis jetzt nichts Sicheres auszusagen.

K. C. Schneider hat sie am Darmepithel von *Ascaris megalocephala* nur auf eine ganz bestimmte, verhältnismäßig kleine Zone der Zelle lokalisiert und nennt sie ohne nähere Begründung

Exkretkörner. Goldschmidt hält die Körner für resorbierte, umgewandelte Nahrungströpfchen, Ehrlich hat gleichfalls die verschiedene Färbbarkeit der gelben Körner gefunden und vermutet, daß es sich um Zerfallsprodukte handelt. v. Kemnitz ist der Ansicht, daß den Körnchen nach Lage und Färbbarkeit Anteil am Glykogenauf- oder -abbau zukomme und hält sie für eine eiweißartige Verbindung, nicht als Albumose oder Peptongranula, sondern mit Wahrscheinlichkeit für Zymogengranula. Quack erblickt in den Körnchen, ohne über ihre Funktion etwas auszusagen, Sphärökristalle, die im wesentlichen aus Gips bestehen sollen, eine Ansicht, die mit der verschiedenen Färbbarkeit der Körnchen nicht gut in Einklang zu bringen ist. Bilek erwähnt „oft schwarz gefärbte und ziemlich große Körnchen, welche in der Mitte einer mit klarer Flüssigkeit gefüllten Vakuole eingeschlossen sind“ und vermutet in ihnen Assimilationsprodukte. Vielleicht fallen unter jene etwas ungenaue Definition auch die gelben Körner, daß sie aber jemals in einer Vakuole gelegen wären, habe ich nicht gesehen.

Die von Fauré-Fremiet bei *Ascaris megaloccephala* gemachte Angabe, wonach die gelben Körnchen die Eisenreaktion geben, kann ich auch hier bestätigen. Doch treten bei *Ascaris lumbr.*, vor allem die im mittleren Drittel der Zelle befindlichen Körner, vielleicht auch noch die kleineren Schollen mit Berliner-Blau gut hervor. Die direkt oberhalb des Kernes befindlichen Körner scheinen die Eisenreaktion weniger intensiv oder teilweise gar nicht zu geben. Fauré-Fremiet teilt den Körnern beim Hämoglobinstoffwechsel eine Rolle zu. Ein Teil der Körner, wie mir scheint diejenigen, welche die Eisenreaktion geben, wird nach Bests Karminfärbung in roter Farbe sichtbar (Fig. 15). Die Untersuchung im polarisierten Licht mit parallelen und gekreuzten Nicols, auch mit Einschaltung von $\frac{1}{4} \lambda$ Glimmerplatte und einer Gipsplatte (Rot II. Ordnung) ließ niemals auch nur eine Spur von Doppelbrechung erkennen. Kristalle von der Größe der Körner in Figur 3 müßten sicher im Polarisationsmikroskop zu konstatieren sein, weshalb ich mich der Quack'schen Deutung einstweilen nicht anschließen kann. Auf Grund der von mir angewandten Methoden scheint mir nur soviel sicher zu sein, daß ein Teil der Körner Eisen und Glykogen enthält.

3. Die Schollen.

Wegen ihrer Größe fallen in den meisten Zellen jene Schollen auf, die vor allem im mittleren Drittel der Zelle lokalisiert sind, jedoch auch im unteren Drittel bis zum oberen Pol des Kernes öfters, im oberen Drittel bedeutend seltener anzutreffen sind. Seitlich des Kernes oder zwischen Kern und Basalmembran finden sie sich niemals, ebensowenig direkt unterhalb der homogenen Plasmaschicht. Daß die Schollen mit dieser Schicht in keinerlei Zusammenhang



Fig. 1.

Stark mit Schollen angefüllte Zelle mit nur wenigen gelben Körnern. Die schwarzen kleinen Körner sind Fettkörner.



Fig. 2.

Schollen und gelbe Körner in annähernd gleicher Masse.



Fig. 3.

Reichliche Anzahl von gelben Körnern, Fehlen von Schollen.

stehen, habe ich früher schon bemerkt. Die Färbbarkeit dieser Konfigurationen ist eine sehr intensive; mit Hämäteïn erscheinen sie fast dunkel schwarz, viel dunkler wie der Nukleolus (Fig. 1) mit Säure-Fuchsin werden sie in dunkelroter Farbe sichtbar (Fig. 5), während sie nach Heidenhain und Benda zweifellos sehr häufig die Tingierung des Chromatins annehmen können. Doch treten bei jeder Methode Variationen in der Färbbarkeit der Schollen auf. Mit Eisenhämatoxylin haben sie sehr häufig das Aussehen einer vollkommen homogenen, blauschwarzen Masse, ebenso sind sie mit Hämäteïn des öfteren in homogen schwarzer Farbe anzu-

treffen. Häufig sind aber auch die Schollen sowohl im ganzen, wie vor allem an den Rändern etwas heller gefärbt, wobei nun deutlich wird, daß eine Scholle keine einheitliche Masse in diesem Stadium, sondern ein durch den Zusammentritt von dunkler färbbaren gelben Körnern entstehendes Gebilde vorstellt. Auch v. K e m n i t z weist auf direkte Beziehungen der gelben Körner zu den Schollen, die er für Glykogen hält, hin.

In nebenstehenden Textfiguren ist gleichfalls ein gewisses quantitatives Verhältnis zwischen Schollen und gelben Körnern ersichtlich. In Fig. 1 ist die Zelle sehr stark mit Schollen angefüllt, wir haben also ein Stadium vor uns, wo fast sämtliche Körner zum Aufbau der Schollen verwendet wurden, finden also nur wenige Körner vor. In Figur 2 ist der Aufbau der Schollen gerade im Beginn, die Schollen sind noch klein und die Zahl der gelben Körner ziemlich beträchtlich. In Figur 3 ist es noch gar nicht zur Entstehung von Schollen gekommen, die zahlreichen gelben Körner sind an einigen Stellen gerade im Begriffe sich zusammenzuballen. (Die Schollen sind der Uebersicht wegen homogen gezeichnet, auf die verschiedene Färbbarkeit der Körner habe ich gleichfalls keine Rücksicht genommen.) Es ist hieraus wohl mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß zu ziehen, daß die Zahl, besser die Masse der Körner zur Masse der Schollen in reziprokem Verhältnis steht und umgekehrt. Ich möchte hier übrigens noch bemerken, daß der Annahme bis jetzt nichts im Wege steht, die Körner als Abbauprodukte der Schollen zu betrachten.

Was die Anzahl der in einer Zelle vorkommenden Schollen anbetrifft, so finden sich manchmal vier bis fünf derartige Gebilde von verschiedener Größe, häufig wird auch nur eine große Scholle angetroffen, manchmal mehrere kleine oder nur eine einzige, ziemlich kleine. Viele Zellen weisen gar keine Schollen auf.

Ueber die Natur der Schollen sind mancherlei Angaben gemacht worden. K. C. S c h n e i d e r nennt sie Trophochondren und bringt sie mit der Aufnahme der Nährsäfte in Beziehung, G o l d s c h m i d t und E h r l i c h halten sie für einen Teil des Chromidialapparates, V i g n o n vermutet in ihnen ein Albuminoid. B i l e k erklärt merkwürdigerweise die Schollen für Artefakte, bestehend aus zusammengeballten Fibrillen. Hiergegen Stellung zu nehmen halte ich für ziemlich überflüssig, da dies schon von v. K e m n i t z ge-

schehen ist. Vielleicht bestehen die kleineren Schollen in den sogenannten Winkelzellen aus Glykogen.

Die Bestsche Methode läßt vor allem diejenigen Körner, die sich in der Mitte der Zelle befinden, in roter Farbe sichtbar hervortreten (Fig. 15); je mehr wir uns den Winkelzellen nähern, um so mehr nimmt die Färbbarkeit der Körner im unteren Drittel der Zelle zu, die Zahl im ganzen aber ab. Einmal fand ich in der Zone zwischen Kern und Basalmembran ein Glykogenkorn. Im Kern konnte ich keine Glykogen beobachten. Daß Glykogen auch in anderer Form als an einen Teil der gelben Körner gebunden vorkommt, will ich bei den wenigen von mir untersuchten Präparaten nicht bestreiten. Bei *Ascaris megalocephala* tritt es in Schollen auf, so daß ich die Angabe Fauré-Fremiets bestätigen kann.

G. Ueber den „Chromidialapparat“.

Bekanntlich erblickt Goldschmidt in einigen Gebilden der Zelle, so auch in den Schollen Teile des von ihm genauer beschriebenen Chromidialapparates. Seine Definition der Lehre vom Chromidialapparat lautet dahin „daß alle lebhaften Stoffwechselvorgänge sowohl wie formativen Tätigkeiten der Zelle eingeleitet werden durch Austritt von Kernchromatin ins Plasma, wo dann das Chromatin entweder direkt durch chemische Umwandlung oder indirekt durch Lieferung der bei seinem Zerfall freiwerdenden Energie den betreffenden Stoffwechsel- oder formativen Vorgang ermöglicht“. Ich will hier zunächst einmal unerwähnt lassen, in welcher Zelle des Darmepithels wir eine lebhafte Funktion des Stoffwechselvorganges erkennen sollen. Der Grund, auf welchem diese Lehre steht, erscheint mir zweifellos eine einwandfreie Beobachtung eines Austritts von Chromatin in das Plasma. Ich habe diesen Vorgang nun ebenso wenig wie Ehrlich, v. Kemnitz und Quack jemals gesehen, kann mich also schon deshalb nicht zur Goldschmidtschen Anschauung bekennen. Der weitere Schluß Goldschmidts „daß die Chromidien nur direkt nach ihrem Austritt Chromatin darstellen, nachher je nach ihrer Funktion gründlichere oder geringere chemische Umwandlungen und Abbau erfahren“, läßt jeder Art von Spekulation freien Lauf, wir könnten dann so ziemlich alle irgendwie bemerkenswerten Zellstrukturen für umgewandelte Chromidien halten. Der Satz, der die ursprüngliche Gleichheit der mikrochemi-

schen Reaktion von Chromatin und Chromidien annimmt und der eine wesentliche Stütze in der Lehre vom Chromidialapparat bildet, muß zunächst erst einmal tinktoriell zu beweisen sein, um nicht seine ganze Wirksamkeit zu verlieren. Es war mir dies ebenso unmöglich zu beobachten wie den Austritt von Chromatin. Ich habe in der Darmepithelzelle kein Gebilde gefunden, welches bei Anwendung der verschiedensten Methoden das gleiche mikrochemische Verhalten, wie das Chromatin gezeigt hätte. Auch der von mir näher beschriebene Plexus, der zweifellos in irgendeiner Beziehung zum Kerne steht, ist färberisch vom Chromatin verschieden. Ich halte also bis jetzt die Existenz eines Chromidialapparates in der erwachsenen Zelle — die embryonale habe ich nicht untersucht — für unbegründet, ebensowenig wie ich für die Entstehung verschiedener Zellgebilde eine Umwandlung oder einen Abbau der niemals beobachteten Chromidien anzunehmen vermag.

v. K e m n i t z hat für die von G o l d s c h m i d t als Chromidialapparat in Anspruch genommenen Gebilde den Ausdruck „metachromatische Stränge“ gewählt. Allein die Darstellung dieser Strukturen in seinen Figuren 38, 40 und 41 erscheint mir eine so unklare, daß ich nicht näher darauf eingehen will. Eine nukleäre Abstammung dieser Stränge konnte übrigens v. K e m n i t z nicht finden.

H. Allgemeine Betrachtungen.

Irgendein wesentlicher Unterschied in der Struktur der Medianzellen und der Winkelzellen besteht nicht. Es ist häufig der Fall, daß sich Schollen und Körner in geringerer Größe in den letzteren vorfinden, doch darf man dieses Verhalten jedenfalls nicht verallgemeinern. Daß in den Winkelzellen das Glykogen in gröberer Form und etwas anders gelagert auftritt, worauf E h r l i c h hingewiesen hat, habe ich früher schon erwähnt.

Bezüglich ihrer Uebereinstimmung in den protoplasmatischen Einlagerungen läßt sich ein gleiches, oder auch nur annähernd ähnliches Verhalten benachbarter Darmpartien, oder nur benachbarter Zellen nicht feststellen. Unregelmäßigkeit im Zellinhalt scheint mir beim Vergleiche der Zellen untereinander fast Regel zu sein. Es ist daher unmöglich aus dem Verdauungsstadium einer einzelnen Zelle auf die Tätigkeit des ganzen Epithels schließen zu wollen, wie denn auch alle Folgerungen über die Stoffwechselvorgänge in der Darm-

zelle nur durch das Experiment begründet sein können, wobei vielleicht noch das Alter des Tieres eine gewisse Berücksichtigung verdient.

Ich möchte nicht versäumen auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. O. S c h u l t z e, für das rege Interesse, das er meiner Arbeit zuteil werden ließ, herzlich zu danken.

Literaturverzeichnis.

- Arnold, 1898, Ueber Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.
- Derselbe, 1899, Kritische Bemerkungen über Flemmings Fadengerüstlehre. Anat. Anz. Bd. 15.
- Derselbe, 1907, Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren. Anat. Anz. Bd. 31.
- Benda, 1902, Die Mitochondria. Ergebnisse der Anat. und Entw. Bd. XII.
- Best, 1906, Ueber Karminfärbung des Glykogens und der Kerne. Zeitschrift f. wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. XXIII.
- Bilek, 1909, Ueber die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Askariden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. 93.
- Derselbe, 1910, Noch ein Wort über die fibrillären Strukturen in den Darmzellen der Askariden. Anat. Anz. Bd. 36.
- van Bömmel, 1895, Ueber Kutikularbildungen bei einigen Nematoden. Arbeiten aus dem Zool. Inst. Würzburg. Bd. X.
- Champy, 1911, Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. Arch. d'Anat. microsc. Tome XIII.
- Duesberg, 1907, Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI.
- Derselbe, 1911, Plastosomen, Apparato reticulare int. und Chromidialapparat. Ergebnisse d. Anat. und Entw. Bd. XX.
- Ehrlich, 1909, Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3.
- Eimer, 1885, Neue und alte Mitteilungen über Fettresorption im Dünndarm und im Dickdarm. Biol. Zentralblatt. Bd. IV.
- Eklöf, Chondriosomen-Studien an den Epithel- und Drüsenzellen des Magen-Darmkanals und der Oesophagusdrüsenzellen bei Säugetieren. Anat. Hefte. Bd. 51.
- Fauré-Fremiet, Le Cycle germinatif chez l'ascaris megaloccephala. Arch. d'Anat. Mikr. Tome XV.
- Flemming, 1897, Morphologie der Zelle. Ergebnisse d. Anat. und Entw. Bd. VII.

- Fortunatow, Ueber die Fettresorption und histologische Struktur der Dünndarmzotten. Pflügers Arch. f. Physiologie. Bd. XIV.
- Frenzel, Beiträge zur vergl. Physiologie und Histologie der Verdauung. Arch. f. Anat. und Physiologie. Physiol. Abh. 1892.
- Derselbe, Der Mechanismus der Sekretion. Physiol. Zentralblatt.
- van Gehuchten, 1893, Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. Cellule Tome IX.
- Guerrini, Di alcuni fassi di secrezione studiati nel' epitelio intestinale del l'Asc. megaloc. Anat. Parasit. Tome XIV.
- Goldschmidt, 1905, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. XXI.
- Derselbe, 1910, Das Skelett der Muskelzelle nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4.
- Guieysse-Pellissier, Études de la Division karykinétique des cellules épithéliales de l'intestin d'Asc. megalocceph. c. R. Ass. Anat. Réunion. Tome XI.
- Gurwitsch, 1904, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.
- Heidenhain, R., 1888, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflügers Arch. f. ges. Physiol. Bd. XXXXIII. Suppl.
- Heidenhain, M., 1899, Ueber die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV.
- Derselbe, 1911, Plasma und Zelle.
- Hennegny, Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Arch. d'Anat. Mikr. Tome I. Avril 1898.
- Holmgren, 1901, Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Ergebnisse d. Anat. und Entw. Bd. XI.
- Derselbe, Ueber die Trophospongien der Darmepithelzellen. Anat. Anz. Bd. 21.
- Derselbe, Einige Worte über das Trophospongium verschiedener Zellarten. Anat. Anz. Bd. 20.
- Derselbe, Weiteres über die Trophospongien der Leberzellen und der Darmepithelzellen. Anat. Anz. Bd. 22.
- Jägerskiöld, 1894, Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Jahrb. Anat. und Ont. Bd. VII.
- v. Kemnitz, Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellf. Bd. 7.
- Kull, Eine Modifikation der Altmannschen Methode zum Färben der Chondriosomen. Anat. Anz. Bd. 45.
- Laguesse, Les chondriocontes de la cellule cartilagineuse et la structure du protoplasme. Bibliographie anat. Tome 21.
- v. Lenhossék, 1898, Ueber Flimmerzellen. Verhandl. der Anat. Ges. Kiel. April 1898.
- Leuckart, 1876, Die Parasiten des Menschen. Bd. II.
- Levi, 1912, I condriosomi nell' oocite degli Anfibi. Monitore Zool. Italiano. Anno 23.

- Derselbe, I condriosomi nelle cellule secernenti. *Anat. Anz.* Bd. 42.
- Leydig, 1883, Zelle und Gewebe. Bonn.
- Lukjanow, Notizen über das Darmepithel bei *Ascaris mystax*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXI.
- Meves, 1907, Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. *Anat. Anz.* Bd. 31.
- Derselbe, 1910, Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 75.
- Derselbe, Was sind die Plastosomen? *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXXV.
- Derselbe, Was sind die Plastosomen? *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXXVII.
- Meves und Duesberg, Die Spermatocyteinteilungen bei der Hornisse. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXI.
- Mayer, P., Zur Färbung des Glykogens. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikr.* Bd. XXVI.
- Quack, 1913, Ueber den feineren Bau der Mitteldarmzellen einiger Nematoden. *Arch. f. Zellf.* Bd. 11.
- Rohde, 1885, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. *Zool. Beiträge v. A. Schneider.* Bd. I.
- Romeis, Ueber Plastosomen und andere Zellstrukturen in den Uterus-, Darm- und Muskelzellen von *Asc. megal.* *Anat. Anz.* Bd. 44.
- Ruziĉka, 1906, Struktur und Plasma. *Ergebnisse d. Anat. und Entw.* Bd. XVI.
- Samssonow, 1910, Ueber die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXXV.
- Schaeppi, Ueber die Anheftungsweise und den Bau der Darmepithelzellen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXXVII.
- Schaxel, 1911, Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. *Anat. Anz.* Bd. 39.
- Schneider, A., 1866, Monographie der Nematoden.
- Schneider, 1902, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena.
- Schultze, O., Ueber die Anwendung der Osmiumsäure und die neue Osmiumhämatoxylin-Methode. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.* Bd. 27.
- Studniĉka, Ueber die intercellularen Verbindungen, den sogenannten Cutikularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. *Sitz.-Ber. der Kgl. Böhm. Ges. der Wissenschaften* 1898. Bd. XXII.
- Terni, 1914, Condriosomi, idiozoma e formazioni periidiozomiche nella spermatogenesi degli Anfibia. *Arch. f. Zellf.* Bd. 12.
- Vignon, 1901, Recherches de cytologie générale sur les épithéliums. *Arch. Zool. exp.* 3. V. G.
- Wassilieff, 1907, Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXX.
- Zimmermann, 1898, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LII.
-

Figurenerklärung.

- Fig. 1. Längsschnitt einer Epithelzelle. s: Schollen, ihre Zusammensetzung aus gelben Körnern sichtbar; k: Körnerhaufen, die im Begriff sind, sich zusammenzuballen. pl: Quergetroffener Plexus. Kaliumbichromatosmiumhämatoxylin-Methode. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6, H. J. 2 mm Apert. 1,3.
- Fig. 2. Längsschnitt einer Epithelzelle. b: Becherförmiger Hohlraum unterhalb der homogenen Plasmaschicht. Die verschiedene Länge der Fibrillen ist deutlich sichtbar. Chromosmiumessigsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6, H. J. 2 mm Apert. 1,3.
- Fig. 3. Längsschnitt einer Epithelzelle. Im Stäbchensaum zwei Hohlräume. Die gelben Körner sind ausnehmend groß, bei gleicher Einstellung gezeichnet. f: Fortsatz der Basalmembran. c: Konzentrische Körner. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6 H. J. 2 mm. Apert. 1,3.
- Fig. 4. Längsschnitt einer Epithelzelle. s: Anhäufung von gelben und von Fettkörnern. f: Fortsätze der Basalmembran. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6 H. J. 2 mm. Apert. 1,3. Fig. 3 und 4: NaCl-Formol. Kaliumbichromatosmiumsäure-Hämatëin.
- Fig. 5. Längsschnitt einer Epithelzelle. f: Sehr lange Fibrillen, s: Schollen, k: gelbe Körner, die sich dunkler gefärbt haben. pl: Plexus; im Kern sind Chromatin und Nukleolarsubstanz deutlich getrennt. Kaliumbichromatosmiumsäure. Färbung nach Altmann-Kull. Vergr. Zeiß Oc. 6 H. J. 2 mm. Apert. 1,3.
- Fig. 6. Querschnitt oberhalb der Basalmembran. Die Wandungen der Zellen sind durch kräftige Stäbchen verstärkt. Die schwarzen Punkte sind quergetroffene Fibrillen. Kaliumbichromatosmiumsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6. H. J. 2 mm. Apert. 1,4.
- Fig. 7. Querschnitt etwa durch die Mitte der Kerne. Kaliumbichromatosmiumsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6. H. J. 2 mm. Apert. 1,4.
- Fig. 8. Querschnitt durch das obere Drittel der Zellen. h: Hohlraum bei einigen Zellen. Kaliumbichromatosmiumsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6. H. J. 2 mm. Apert. 1,4.
- Fig. 9. Querschnitt in Höhe des Schlußleistennetzes. Eine deutliche homogene Plasmaschicht fehlte hier; daher sind die quergetroffenen Fibrillen noch sichtbar. Kaliumbichromatosmiumsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 6 H. J. 2 mm. Apert. 1,4.
- Fig. 10. Längsschnitt durch das untere Drittel einer Zelle. pl: Plexus, vom Kern weiter entfernt; auf der einen Seite eine einmündende Fibrille; der Plexus verläuft nicht ganz quer. NaCl-Formol. Kaliumbichromatosmiumsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 12. H. J. 2 mm. Apert. 1,3.
- Fig. 11. Längsschnitt durch das untere Drittel einer Zelle. pl: Plexus, quer verlaufend. Im Kern freies Chromatin, dicht neben dem Nukleolus ein größeres Chromatinkorn. Die Deformität am Kern Kunst-

produkt. Chromosmiumessigsäure-Hämatëin. Vergr. Zeiß Comp. Oc. 12. H. J. 2 mm. Apert. 1,3.

- Fig. 12. Längsschnitt durch das untere Drittel zweier Zellen. pl. Plexus: bei a längsverlaufend, bei b längs- und querverlaufend. Kalibichromatosmiumsäure. Altmann.
- Fig. 13. Längsschnitt durch das untere Drittel zweier Zellen. pl. Plexus: bei a querverlaufend, bei b gleichfalls querverlaufend, jedoch quergetroffen, so daß die Fibrillen als Punkte erscheinen. Kaliumbichromatosmiumsäure-Altmann.
- Fig. 14. Längsschnitt durch das untere Drittel zweier Zellen. bei a: pl. Plexus, schräg verlaufend, spindelförmig. Bei b: pl. Plexus, schräg verlaufend. k: gelbe Körner, die dunklere Färbung angenommen haben. Kalibichromatosmiumsäure-Altmann. Die Figuren 12, 13, 14 sind bei Zeiß Comp. Oc. 12, H. J. 2 mm, Apert. 1,3 gezeichnet. Die in diesen Figuren zwischen Kern und Basalmembran befindlichen Hohlräume sind wahrscheinlich Kunstprodukte.
- Fig. 15. Längsschnitt einer Epithelzelle. Glykogenfärbung nach Best. gl: Glykogenkörner. k: gelbe Körner, die keine Glykogenreaktion geben. Zeiß Comp. Oc. 6. H. J. 2 mm. Apert. 1,3.

Die Figuren sind von Herrn W. F r e y t a g gezeichnet.

Die Entwicklung des Ausführungsgangsystems der Milchdrüse.

Untersuchungen beim Rind.

5. Beitrag zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen
bei Säugetieren.

Von

Markus Zschokke,

Assistent am vet.-anat. Institut der Universität Zürich.

Hierzu Tafel VII und 1 Textfigur.

Die Fragen, die die Milchdrüse, ihre Entwicklung, den Bau und die Physiologie betreffen, sind bei Mensch und Rind speziell, aber auch bei andern Säugetieren in einer großen Zahl von Arbeiten schon behandelt worden. Einerseits fanden zumeist anatomische und physiologische Gesichtspunkte Berücksichtigung, andererseits aber wurde der Ontogenie und Phylogenie des Mammarapparates großes Interesse entgegengebracht. So ist die erste Anlage und Entwicklung des Drüsensystems besonders eingehend studiert worden. Relativ selten hat man dagegen das Hohlraumssystem zum Gegenstand der Untersuchungen gemacht. Infolge davon herrschte bezüglich der Einteilung und Homologisierung der einzelnen Abschnitte des ausführenden Apparates große Meinungsverschiedenheit. Während die alten Veterinär-Anatomen Leyh (39), Gurlt (23), Franck (17) zuerst, später Huß (29), Rein (45), Profé (44), Kitt (32), Riederer (46), Christ (10), Hug (28), Rievel (47), Zietzschmann (64), Zwart (66), Martin (42), Rubeli (48) und Käppeli (30) den gemeinsamen Raum in Drüse und Zitze als Receptaculum lactis oder Milchzisterne bezeichnen und den Namen Strichkanal nur für den engen Ausspritzungskanal angewendet wissen wollen, fassen Fürstenberg (18), Ellenberger und Baum (16) und auch Wirz (61) allein den

im Milchdrüsenkörper verborgenen Teil als Zisterne auf, während sie den großen Rest, soweit er in der Zitze gelegen ist, von topographischen Ueberlegungen geleitet, als Strichkanal bezeichnen und diesen nach Lichtungsverhältnissen in einen weiten Abschnitt und den Verschußteil desselben zerlegen.

Nachdem insbesondere durch Zietzschmanns Arbeiten (65) von physiologischen Erwägungen aus die erste Auffassung als die richtige anerkannt werden mußte, hat in jüngster Zeit K ä p p e l i (l. c.) auf Grund histologischer Untersuchungen von der anatomischen Seite her die Frage beleuchtet und Klarheit in der Bezeichnung geschaffen, indem er zeigte, daß eine Zweiteilung des Milchsammelraums nach topographischen Gesichtspunkten, wie sie vor allem beim Rinde vorgenommen worden war, sowohl für dieses Tier an sich, als auch für die andern Spezies der Haussäuger unlogisch und unmöglich wäre. So bleibt es übrig, entwicklungsgeschichtlich zu prüfen, ob auf embryologischer Basis die Einteilung in Zisterne und Strichkanal im Sinne von Zietzschmann, Rubeli u. a. gerechtfertigt erscheine.

Die wesentlichsten Literaturangaben über die Entwicklung des Hohlraumsystems der Milchdrüse sind wohl im Anschluß an die seinerzeit große Streitfrage über den morphologischen Wert der Rinderzitze und ihres Ausführungsganges zu finden. Bonnet (2) sagt darüber, in seiner Arbeit über „Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie“: „G e g e n b a u r“ (20) und mit ihm sein Schüler Huß (29) „beschreibt bekanntlich die bis dahin als gleichwertige Organe betrachtete Saugwarze des Menschen und die Zitze des Rindes als völlig verschiedene Gebilde. Fußend auf seiner Mammartaschentheorie lehrte er, daß sich beim Menschen der Mammartaschengrund, das Drüsenfeld, später kegelförmig über den Kutiswall erhebt und so die Mamilla oder Saugwarze bildet. Beim Rinde aber bleibt nach ihm das Drüsenfeld am Boden der Mammartasche in der Tiefe liegen. Der Kutiswall dagegen wächst beträchtlich in die Höhe und bildet mit der angrenzenden Kutis die Zitze. Beim Menschen schwindet also die Mammartaschenanlage nach kurzem Bestehen, während sie sich beim Rinde auch am erwachsenen Tier in bester Ausbildung erhält und ihre Höhle in Form des ganzen Strichkanals und der Zisterne zeitlebens bestehen bleibt. Diese beiden Extreme der Zitzenbildung werden nach G e g e n b a u r durch alle möglichen Uebergangsstufen in den Zitzenformen der übrigen Säu-

ger miteinander verbunden.“ K l a a t s c h (35), der zur Deutung gewisser Taschenbildungen in der Inguinalgegend beim Schaf und bei Antilopenarten die Gegenbaursche Mammartaschentheorie heranzog, wurde ihr eifriger Verteidiger.

Dieser Auffassung der genannten Forscher mußten auf Grund ihrer sorgfältigen Untersuchungen über die Entwicklung der Rinderzitze C u r t i s (11), R e i n (45), T o u r n e u x (60), P r o f é (44), B u r k h a r d t (8) und S c h w a l b e (56) entgegentreten. Vor allem haben R e i n und P r o f é gezeigt, daß der Ausführungsgang der Rinderzitze nicht, wie G e g e n b a u r und K l a a t s c h e s behaupten, die persistierende Mammartaschenhöhle sei, sondern daß der Zitzenhohlraum aus dem primären (nach R e i n sekundären) Epithelsproß hervorgeht, der vom Grunde der ersten kolbenförmigen Epithelinsenkung in die Tiefe wächst.

Vor dem Jahre 1892 war als erste Anlage des Milchdrüsenapparates eine hügelartige Epidermisverdickung auf der lateralen Bauchwand bekannt. Zu dieser Zeit fand S c h u l t z e (53) beim Schwein, bei der Katze, beim Maulwurf, Fuchs und Kaninchen die Milchleiste, eine streifenförmige Anhäufung von Epidermiszellen, die von der kranialen Extremitätenanlage, der Rückenlinie näher als der Bauchlinie, zur kaudalen und in die Inguinalfalte hinein auf beiden Rumpfsseiten verläuft. Durch spätere Untersuchungen wurde von K a l l i u s (31), H. S c h m i d t (52), S t r a h l (58) und H i r s c h l a n d (27), für den Menschen, von P r o f é (44) bei Rind, Schaf, Pferd, von S c h i c k e l e (51) bei Meerschweinchen und Maus, von H e n n e b e r g (25) für die Ratte das Vorkommen einer Milchlinie nachgewiesen. Aus dieser letztern differenzieren sich nun im allgemeinen bilateral symmetrische, der Anzahl der spätern Milchdrüsenkomplexe entsprechende, hügelartige Zellhäufchen, die S c h u l t z e primitive Zitzen hieß. Auf B o n n e t s Vorschlag wurden sie Milchhügel genannt. Bekanntlich nehmen diese Epithelverdickungen später Linsenform an, senken sich in das Korium ein und bilden eine anfänglich rundliche, dann zapfenförmige Epithelknospe, die unter dem Namen Mammartasche, Mammaranlage oder Primäranlage genugsam bekannt ist. Keine dieser Bezeichnungen befriedigt mich aber vollauf. Am wenigsten von allen wird der bis vor einigen Jahren allgemein gebräuchliche Ausdruck „Mammartasche“ den tatsächlichen Verhältnissen gerecht, da unter ihm nicht nur die oberflächliche Delle, sondern eben der ganze Epithelzapfen

verstanden werden will. Die Namen Mammaranlage und Primäranlage sind meines Erachtens ebenfalls ungünstig. Mit dem ersten wird doch schlechthin die Anlage in ihrer Gesamtheit ohne Rücksicht auf den Ausbildungsgrad bezeichnet; so kann er nicht für ein einzelnes bestimmtes Entwicklungsstadium als Spezialbezeichnung verwendet werden. Wenn der Ausdruck Primäranlage damit begründet wird, daß es sich um die erste Anlage des einzelnen Milchdrüsenkomplexes handeln soll, so dürfte diese Benennung logischerweise nur dem heute bekannten Milhhügel zukommen. Es besteht aber entschieden das Bedürfnis, dieses, bei allen Säugern gleichmäßig vorkommende Knospen- oder Zapfenstadium begrifflich zu fixieren. Da es bei allen höhern Tierklassen durch eine typische Knospenform ausgezeichnet ist, schlage ich den Namen „Mammarknospe“ vor und glaube damit weitem Unklarheiten vorzubeugen. Vom Grunde dieser Mammarknospe aus wachsen nun einer oder mehrere Epithelsprossen in die Tiefe und diese senden von ihrem proximalen ¹⁾ Ende später sekundäre Sprosse ab, die sich weiter verzweigen.

Zu einer richtigen Bewertung der einzelnen Teile könnte natürlicherweise erst derjenige Forscher kommen, der 1. die Genese der ganzen Anlage richtig zu deuten verstand und 2. eine ganze Reihe älterer Stadien mitberücksichtigte, da aus den Bildern der ersten Entwicklungsstufen sich definitive Schlüsse nicht ziehen lassen. So ist es das besondere Verdienst *Reins* (45), zum erstenmal auf diese Verhältnisse in ihrer wahren Gestaltung aufmerksam gemacht zu haben. Wenn dazu *Profé* (44) sagt, daß *Reins* Schilderung der Umbildung seines sekundären Epithelsprosses zum Ausführungsgang und zum Sinus der nötigen Schärfe und Klarheit entbehre, so muß ich dieser Behauptung beipflichten, zugleich aber betonen, daß auch durch *Profé*s Arbeit die hauptsächlichsten dieser Unklarheiten nicht behoben worden sind. Aus *Reins* Untersuchungen geht zufolge seiner Schlußbetrachtung hervor, daß der größte Teil der Mammarknospe auf dem Wege der Hornmetamorphose zugrunde gehe. Beim erwachsenen Tier bleibe nur ein kaum bemerkbarer Rest derselben bestehen: das Mündungsstück des Ausführungsganges. Aus dem primären Epithelsproß dagegen gehen Ductus papillaris und Zisterne, aus den sekundären Sprossen die Ductus lactiferi mit

¹⁾ Die Ausdrücke „proximal“ und „distal“ sind zu verstehen im selben Sinne wie an den Gliedmaßen: näher dem Rumpf, proximal; gegen die Zitienspitze hin, distal.

den alveolentragenden Endstücken hervor. Im Gegensatz zu dieser klaren Umschreibung vertritt aber Rein im ersten Teil seiner Publikation bei der Schilderung der Einzelstadien den Standpunkt, daß die primäre Anlage nach Verhornung ihrer zentralen Massen zu einer trichterförmigen Vertiefung sich umwandle, aus der sich später der Ausführungsgang, Ductus excretorius, dadurch entwickle, daß die trichterförmige Einsenkung bisweilen unter Aufteilung in zwei Abschnitte sich zu einem engen Kanal auswachse, dessen Schleimhaut schon im äußern Aussehen sich sehr scharf von derjenigen der Zisterne unterscheide. Demnach müßte die Zisterne allein aus dem primären Epithelsproß entstehen, und man hätte somit genetisch schon in der Anlage zwischen Ductus papillaris und Zisterne zu unterscheiden. Da Rein in seinen Schilderungen auf mikroskopische Präparate nicht direkt hinweist, läßt sich dieser Widerspruch nicht lösen.

Zu der uns interessierenden Frage nehmen auch Profé (44) und Breßlau (6) Stellung. Nach Profés Meinung verstreicht beim Rinde im Gegensatz zum Schweine die primäre Mammartaschanlage vollständig und beide für uns wichtigen Teile — Ductus papillaris und Zisterne — nehmen ihren gemeinsamen Ursprung aus dem primären Epithelsproß. Leider bleibt aber Profé auch eine genaue Beweisführung schuldig, so daß bis heute völlige Unklarheit bezüglich dieser Frage herrscht. Der Zweck der von mir unternommenen Untersuchungen wird somit deutlich. Es soll festgestellt werden, ob alle Teile der jungen Milchdrüsenanlage nach ihrer definitiven Ausgestaltung noch vorhanden sind, aus welchen Abschnitten der frühen Stadien der Ductus papillaris und die Zisterne hervorgehen bzw. zu welchem Zeitpunkte der Entwicklung sie beide sich gegeneinander differenzieren. Diese Aufgabe zu lösen scheint mir um so mehr eine Notwendigkeit zu sein, als in den Lehrbüchern allen feststehende, unzweideutige Begriffe eine einwandfreie Schilderung der Verhältnisse noch immer nicht ermöglichen. Martin (42) gebraucht z. B. den Ausdruck „Areolarzone“ für die von den meisten Forschern als Zitzentasche bezeichnete oberflächliche Einsenkung der Mammarknospe. Bonnet (3) bringt noch in der neusten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte vom Jahre 1918 die alte unlogische Auffassung vom Ausführungsgangsystem der Milchdrüse, indem er die „Milchgänge . . . am Boden der Zitzentasche entweder gesondert auf dem Drüsenfeld oder wie z. B. beim Rind durch einen einzigen

Ausführungsgang, den Strichkanal“, ausmünden läßt. Dementsprechend ist auch seine Abbildung 215 A anfechtbar.

Um diese Differenzierungsvorgänge im ausführenden Apparat der Milchdrüse gründlich untersuchen und klar umfassend darstellen zu können, war es nötig, sich auf Embryonen einer einzigen Tierart zu beschränken. Ich wählte das Rind, bei dem infolge der Größe des Objektes und der Einfachheit der Verhältnisse zum vorneherein die geringsten Schwierigkeiten entgegenzutreten mußten. Meine Untersuchungen beginnen mit der Entwicklungsstufe, bei welcher die Einzelanlagen der Milchdrüsenkomplexe deutlich ausgebildet sind, also mit dem Stadium der Mammarknospe.

Material und Technik.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen stammt nur von weiblichen Föten, die in 10%igem Formalinalkohol oder 10%igem Formalin fixiert worden sind. Von ca. 30 Embryonen, deren kleinster eine Länge von 6,8 (8,1) cm und deren größter eine Länge von 69 (82) cm besitzt¹⁾, sowie von jugendlichen Tieren (vom 6 Tage alten Kalb bis zum einjährigen Rind) wurden die Euterchen in verschiedenen Schnittrichtungen in Serien zerlegt. Die Präparate kamen zum Teil durch Chloroform, zum Teil durch Xylol hindurch in der üblichen Weise zur Einbettung in Paraffin. Die Schnittdicke beträgt im allgemeinen 10 μ . Als Färbemethode wurde die Schnittfärbung mit Hämatoxylin nach Ehrlich oder Hämalaun (Grübler) und Eosin angewendet. Auf elastische Fasern untersuchte ich mit Resorcin-Fuchsin nach Weigert. Von einzelnen Zitzen älterer Stadien wurden auch mit Vorteil Gefrierschnitte angefertigt.

Eigene Untersuchungen.

Eingangs der Beschreibung der eigenen Schnittserien möchte ich betonen, daß die einzelnen Entwicklungsstadien der Milchdrüse der Körperlänge der untersuchten Embryonen nicht unbedingt parallel gesetzt werden können. Eine Klassifikation nach der Größe, wie sie Profé in seiner Arbeit anwendet, kann angesichts der großen individuellen Schwankungen im Ausbildungsgrad der Mammaranlage gegenüber dem Körperwachstum nach meinen Erfahrungen beim Rinde wenigstens nicht festgehalten werden. Vielmehr halte ich

¹⁾ Die in dieser Arbeit angegebenen Maße der Embryonen betreffen die Scheitel-Steißlänge, gemessen mit Faden entlang den Biegungen des Rückens; die Nasenspitzen-Steißlänge wurde in Klammern beigefügt.

es für angezeigt, die einzelnen Entwicklungsstadien des Mammarapparates als maßgebend zu betrachten und diese der Reihenfolge meiner Beschreibungen zugrunde zu legen.

Ein mitsamt den Eihüllen gut fixierter Embryo hatte bei nicht starker Rückenkrümmung eine Länge von 6,9 (8,3) cm. Makroskopisch waren die 4 Anlagen als weiße, über die Umgebung kaum erhabene Punkte deutlich, die links und rechts neben der Raphe abdominis symmetrisch lagen, und die alle auf dem höchsten Punkte eine kleine Delle aufwiesen. Die Serien (die Schnittrichtung verläuft quer zur Linea alba) lassen die Anlagen als kleine wärzchenförmige Erhöhungen erkennen, die die erste Form einer Zitze repräsentieren (siehe Textfig. a). Das Epithel, das entgegen der Angabe Reins (45) am Abdomen noch zweischichtig ist, wird in der Gegend der Mammaranlagen mehrschichtig. Die Verdickung beginnt vor den kranialen Anlagen, setzt sich zwischen beiden Zitzenpaaren fort und läßt sich hinter den kaudalen Anlagen noch verfolgen. Die makroskopisch sichtbaren hellen Punkte erweisen sich histologisch als Epithelknospen, die der zapfenförmigen Anlage Reins entsprechen; sie liegen in der Mitte je einer kleinen Erhöhung. Zentral sind die Epithelknöpfe in bekannter Weise um ein Weniges eingesenkt, so daß die Randpartie von Knospe und Nachbarschaft einen niedrigen Wall, den Kutiswall der Anatomen, darstellt. Dieser Wall hat eine Bedeutung gehabt, solange man noch an der Gebaur-Klaatsch'schen Auffassung festhalten durfte. Heute ist das nicht mehr der Fall. Da nach meinen Untersuchungen dem Wall bei den höhern Säugern jede morphologische Bedeutung abzusprechen ist, so möchte ich diesen Begriff bei der Schilderung der uns interessierenden Vorgänge ganz vermeiden. Die Mammarknospen sind kugelförmig und werden in 17 aufeinander folgenden Schnitten angetroffen, besitzen also einen Durchmesser von 170 μ . Sie zeigen, wenn auch undeutlich eine Differenzierung in eine periphere und eine zentrale Zone. Die Zellkerne der Randpartie sind radiär gestellt, während die zentralen Zellen eine unregelmäßige Anordnung aufweisen. Die der Mammarknospe unmittelbar benachbarten Bindegewebszellen liegen in konzentrisch geschichteten Reihen um sie herum, sodaß die vom umliegenden Koriumgewebe deutlich abgegrenzte Warzenzone entsteht. Die Verhältnisse der Areolar- oder Warzenzone sind von Rein (45) und Klaatsch (33) absolut richtig erkannt worden, während Profé (44) eine den Tatsachen

widersprechende Behauptung aufstellt, wenn er sagt, daß die Areolarzone nur die eigentliche Mammartasche an der Zitzen Spitze umgibt und nicht, wie wir noch sehen werden, mit dem Epithelsproß zusammen in die Tiefe dringt.

Im gleichen Entwicklungsstadium befindet sich die Milchdrüsenanlage eines 7,8 (10,7) cm langen Embryo. Die Mammaranlage wurde parallel zur Linea alba geschnitten. Die Epithelknospe, inmitten einer niedrigen Papille sitzend, hat einen Durchmesser von etwa 180 μ und eine scharf abgesetzte ca. 180 μ breite Areolarzone. Im übrigen bedingt die Schnittrichtung keinen Unterschied im mikroskopischen Bild gegenüber der eben beschriebenen Anlage.

Ein 7,5 (10,1) und ein 8,5 (12,3) cm langer Embryo zeigen in bezug auf die Entwicklung der Mammarknospe völlig sich deckende Verhältnisse. Die je 4 Anlagen sind als sehr niedrige, kleine Papillen kaum über die Umgebung erhaben und besitzen einen basalen Durchmesser von knapp 0,5 mm. Mit der Lupe kann man auf der flachen kleinen Kuppe eine seichte, rundliche Einsenkung erkennen. Die Schnitte bestätigen das makroskopische Bild. Die Anlagen erweisen sich als deutlich abgesetzte, wärchenartige Erhebungen, gebildet aus embryonalem Bindegewebe mit der überziehenden Epidermis. In ihrer Mitte liegt die Mammarknospe. Die Zelldifferenzierungen der letzteren in zentrale und periphere Zone kann wieder konstatiert werden.

Das Präparat, das jetzt beschrieben werden soll, entspricht dem kolbenförmigen Stadium Reins und stammt von einem 12,7 (16,5) cm langen Embryo. Rein fand die gleiche Entwicklungsstufe schon bei einem Fötus von 4,5 cm Länge, ein Beweis, wie groß die Differenzen in den individuellen Anlagen sind. Die Mammarknospe mißt nun ca. 260 μ in die Tiefe, ist sich aber im Querdurchmesser gleich geblieben. Sie liegt in der Mitte einer ungefähr 200 μ hohen, oben stark abgeflachten Papille. Die Differenzierung in zentrale und periphere Zone gestaltet sich derart, daß am Rande der Anlage die Zellen als Fortsetzung des Stratum basale der Epidermis deutlich radiäre Stellung zeigen, während die zentralen Zellen in der Richtung der Längsachse angeordnet sind und als ein mit den oberen Schichten der Epidermis zusammenhängender Pfropf bis in die halbe Tiefe der Mammarknospe hineinreichen.

Ein gleiches Entwicklungsstadium der Epitheleinsenkung zeigt ein zweiter Embryo von 10,9 (15,9) cm Länge. Doch ist hier durch

das stark gewucherte Areolargewebe, im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Präparaten, bereits eine fast 1 mm hohe, spitzkegelförmige Zitze entstanden (siehe Textfig. b). Es handelt sich um eine Proliferation des Korioms samt Epidermis. Der Vorgang ist dem Wesen nach nicht eine Erhebung des als Kutiswall bezeichneten Randgebietes, wie man es heute allgemein schildert, sondern die Zitze wächst als Ganzes dadurch zum Kegel aus, daß das Grundgewebe u n t e r der Mammarknospe sich vermehrt. Ihre Größe und ihr Ausbildungsgrad unterliegt auch in den folgenden Entwicklungsstadien noch starken individuellen Schwankungen. Wie wir sehen werden, kann bei allgemein weiter entwickelten Föten die Zitze noch kaum angedeutet sein. Die Mammarknospe ist mit gehoben worden und bildet die Zitzenspitze. Die frühere oberflächliche Einsenkung ist geschwunden. Da sich die Ausdehnung der Anlage auf das oberste Zitzendrittel beschränkt, so liegt ihr Grund bedeutend höher als die Körperoberfläche. Verhornende Zellen füllen fast die ganze Epithelknospe aus. Peripher sind noch drei Schichten saftiger Zellen als Fortsetzung des Stratum basale der Epidermis geblieben. Die Areolarzone ist nicht mehr so scharf abgegrenzt. Vielmehr zeichnet sich die ganze Zitzeerhebung und ein von ihrer Basis ca. 1 mm weit in die Unterlage hineinragender Bezirk des Korioms durch großen Zellreichtum gegenüber dem umliegenden Gewebe aus.

Ein 10 ½ Wochen alter 11,0 (16,1) cm langer Embryo besitzt als Zitzenanlagen vier kleine Höckerchen, die die Mammarknospe im Kolbenstadium in sich schließen. Vom Grunde der Mammarknospe aus ist hier mit deutlichem Absatz ein etwa 80 µ langer Epithelsproß von geringerem Querdurchmesser als die Mammarknospe hervorgewachsen (siehe Fig. 5 c). Die Kerne seiner randständigen Zellen sind radiär gestellt, während die zentralen Elemente eine typisch longitudinale Anordnung erkennen lassen. Die zellreichere Warzenzone erstreckt sich in der Breite der Zitzenbasis etwa 500 µ weit in das darunter liegende Korium hinein.

Das wenig weiter vorgerückte Stadium des Auswachsens eines Epithelsprosses zeigt uns ein 12 Wochen und 4 Tage alter Fötus von 14,7 (18,3) cm Länge. Die wohlgeformten Zitzen besitzen eine Höhe von 0,8 mm und tragen an ihrer Spitze die Mammarknospe mit dem Epithelsproß, der hier etwa 120 µ lang ist. An der Grenze von Zitzenepidermis und Epitheleinsenkung wird das einfache Stratum cylindricum der Epidermis doppelt und am Grunde der Mammar-

knospe finden sich 6—8 Schichten vollsaftiger Zellen vor, deren Kerne radiär gestellt sind. Die zentralen Zellen liegen weniger dicht. Ihre Verhornungstendenz ist deutlich ausgeprägt. Der Sproß verhält sich bezüglich seiner Zellanordnung wie im vorhergehenden Fall. Die Anhäufung von Koriumzellen im Zitzenkegel fällt diesmal kaum auf und kann nicht einmal in der nächsten Umgebung der Mammarknospe festgestellt werden.

Der folgende 13,7 (17,5) cm lange Embryo zeigt vier typische Zitzen von 0,9 mm Höhe, die auf ihrer Spitze die Mammarknospe tragen. Diese hat gegenüber jüngern Stadien an Umfang zugenommen. Die peripheren, vollsaftigen Zellen liegen in 1—2 Schichten als dunkle Randzone übereinander, wohingegen die zentrale aufgelockerte Zone sich wenig gefärbt hat. In der Mitte der Epithelknospe ist eine eigentümliche Zellanordnung zu sehen, die auch Rein beschreibt (vgl. Tafellig. 1). Unter den obersten 2—3 Zellagen platten sich in einem kreisrunden Bezirk die Zellen ab und verlieren ihre Kerne, eine Erscheinung, die in späteren Stadien noch ausgesprochener wird und dann des näheren beschrieben werden soll. Der Primärsproß färbte sich im ganzen im Gegensatz zur Mammarknospe stark blau. Er hat eine Länge von 280—300 μ . Sein proximales Ende ist trommelschlegelartig verdickt. Die Kerne der randständigen Zellen stehen senkrecht zur Unterlage, also radiär, indessen die axialen Kerne in longitudinaler Richtung angeordnet sind. Um die ganze Anlage herum dehnt sich in breiter Zone das Areolargewebe aus, das um mehr als Zitzenlänge unter deren Basis in das Korium hineinreicht.

Ein in bezug auf den Epithelsproß nächstfolgendes Stadium gehört zu einem Embryo von 13,7 (20,5) cm Länge. Das proximale Ende ist kolbig verdickt und läßt bereits den Beginn einer Teilung in sekundäre Sprossen erkennen (siehe Textfig. d). Der Primärsproß hat eine Länge von 800 μ , einen mittleren Durchmesser von 50—60 μ und scheint bereits der ganzen Länge nach von einem feinen, spaltförmigen Lumen durchzogen zu sein. Die basalen Zellen lassen sich durch die Mammarknospe hindurch im Verlauf des ganzen Sprosses als kubische Randschicht verfolgen und weisen in den tiefern Partien häufige Mitosen auf. Im Gegensatz dazu fehlen diese bei den axialen Zellen, deren Kerne ausgesprochen longitudinal liegen. Auch hier ist eine wohlausgebildete, 0,9 mm hohe Zitze vorhanden. Die Warzenzone reicht etwa 1 mm jenseits der Basis ins Korium hinein.

Der nächst untersuchte, ca. 13 Wochen alte, 13,7 (19,5) cm lange Embryo zeigt bezüglich seiner Euterentwicklung ein ähnliches Bild, wie der vorgängig beschriebene Fötus. Die in diesem Falle flach konische Mammarknospe liegt auf der Spitze einer sanft ansteigenden Erhöhung, die nach ihrer Form allein nie als Zitze imponieren würde. Der 990 μ lange Epithelsproß ist deutlich kanalisiert und zwar der ganzen Länge nach. Sein proximales Ende ist kolbig verdickt und so gebuchtet, daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß wir hier eine beginnende Aufteilung des Primärsprosses vor uns haben. Neben ihm verlaufen zahlreiche longitudinale Gefäße.

Die Querschnittserie einer zweiten Anlage ergänzt das Bild. Die stark abgeflachte Primäranlage läuft in einen 1010 μ langen Epithelsproß aus, der mit feinem Lumen versehen ist. Im distalen Drittel, deutlich erkennbar, verengert sich die Lichtung zu einem kaum sichtbaren Spalt, um sich am proximalen Ende bis zu einem Durchmesser von 25–30 μ wieder auszuweiten. Die Warzenzone besteht aus konzentrisch angeordneten Koriumzellen, umhüllt Knospe und Sproß und läßt sich auch proximal vom letztern in ihrer typischen Struktur noch ungefähr 1 mm weit ins Gewebe hinein verfolgen. Riederers (46) Gefäßzone der Zitze ist jetzt schon ausgeprägt. Axial verlaufende, radiär gestellte Kapillaren mit zahlreichen Anastomosen begleiten den Primärsproß. Auf der Höhe der Zitzenbasis aber fallen starke, zirkulär verlaufende Gefäße auf, wie sie am erwachsenen Tiere immer gefunden werden und unter dem Namen „Fürstbergischer Gefäßkranz“ bekannt sind. Wichtig erscheint mir dieses Präparat besonders deshalb, weil zum erstenmal in einiger Entfernung von der Zitzenbasis vereinzelte Haaranlagen auftreten, die sich im Stadium des Haarkeims befinden. Darin bin ich mit Huß (29) und Rein (45) einig, daß die Haarentwicklung mit dem Beginn der Drüsen sprossenbildung einsetzt, d. h. in dem Moment, wo der primäre Epithelsproß an seinem proximalen Ende sich weiter zu teilen anfängt. Dagegen habe ich im Gegensatz zu den Angaben der genannten Forscher Haaranlagen auf der Zitze selbst nie getroffen. Vielmehr steht nach meinen Untersuchungen fest, daß beim Rinde auf der ganzen Zitzenoberfläche nie Haare angelegt, also in spätern Stadien auch nicht zurückgebildet werden, sondern solche nur an der Basis, auf der eigentlichen Körperfläche anzutreffen sind. Diese meine Beobachtungen stimmen mit allem überein, was wir in dieser Beziehung heute wissen. Wenn Rein

davon spricht, Haaranlagen auch beim Rinde bis zur Zitzen spitze hin gefunden zu haben, so muß ich fast versucht sein, anzunehmen, daß es sich dabei nur um eine Verwechslung mit Schnittpräparaten vom Schafe handeln kann.

Ein weiterer 14 Wochen alter Fötus von 15,0 (21,5) cm Länge trägt auf einer ca. 0,7 mm hohen Zitze eine flache Mammarknospe. Die vorhandenen Zentralzellen bilden als stumpfer Konus die Zitzen spitze. Aus dem tiefst gelegenen Punkt entspringt ziemlich unvermittelt ein schlanker Epithelsproß von ca. 25 μ Durchmesser, der sich auf eine Länge von 450 μ in die Tiefe senkt. An seinem proximalen Ende verdickt er sich um das 2½fache des anfänglichen Quermaßes. Axial besteht eine Zone, die etwas weniger gefärbt erscheint. Ein Lumen ist noch nicht zu sehen. Die Haaranlagen befinden sich im Stadium des Zapfens. Obwohl die Altersangabe, wie auch die vorgerückte Entwicklung der Haarkeime keinen Zweifel über den allgemein weiter fortgeschrittenen Entwicklungsgrad dieses Föten im Vergleich zu seinen Vorgängern aufkommen lassen können, so finden wir doch den Primärsproß auf noch primitiverer Stufe differenziert, als es zu erwarten gewesen wäre.

Die flache Primäranlage eines 105 Tage alten Fötus von 20,0 (26,3) cm Länge läuft in einen ca. 1,7 mm in die Tiefe reichenden Epithelsproß aus. Anfänglich hat er einen mittleren Durchmesser von 50 μ , der allmählich gegen die Zitzenbasis hin zunimmt, wo er dann fast das Doppelte beträgt. Während des Verlaufs in der Zitze selbst ist sein Querschnitt rundlich, bekommt aber infolge der seitlichen Ausbuchtungen später ein sternförmiges Aussehen. Das Lumen, anfänglich spaltförmig, weitet sich im proximalen Drittel aus und folgt den Ausbuchtungen des Sprosses, der sich in drei sekundäre Epithelsprosse aufteilt. Das Areolargewebe ist wie bisher in konzentrischen Schichten angeordnet. Unterhalb der Zitzenbasis lassen sich an ihm zwei Zonen unterscheiden, eine innere schmalere, zellarme, die schwach gefärbt ist, und eine äußere zellreichere, breitere Zone, die sich als stark gefärbter Ring um die innere Zone und den Sproß herumlegt. Die Haare sind ebenfalls zu Zapfen ausgewachsen.

Die 4 Zitzen eines 20,7 (25,9) cm langen Embryo prominieren als ca. 2 mm hohe Kuppen über die Umgebung. Die Mammarknospe stellt einen Konus dar, der rasch in den ungefähr 100 μ dicken, durchweg kanalisierten Epithelsproß ausläuft. Auf der Höhe der Zitzenbasis erweitert sich der letztere ampullenförmig, buchtet sich

aber dann plötzlich zu einem bläschenartigen, einheitlich weiten Hohlraum aus, dessen größter Durchmesser (ca. 650 μ) in Richtung der Zitzenachse gelegen ist; sein Querdurchmesser beträgt 360 μ (siehe Textfig. e). Merkwürdigerweise habe ich eine solche Bildung in der Literatur nirgends erwähnt gefunden und doch sah ich sie noch in mehreren anderen Fällen. Die basale Zellschicht ist im Bereiche der Mammarknospe durch hohe Zylinderzellen repräsentiert. Gleiche Zellformen finden sich aber auch am Primärspieß bis zur Höhe der Zitzenbasis. Erst im weiten Hohlraum verlieren sich die typischen Basalzellen und flachen sich gleichzeitig zu dem in 1—2 Schichten aufliegenden, auskleidenden Epithel ab. Die etwas länglichen, axialen Zellen des Sprosses sind vornehmlich longitudinal angeordnet und vermindern ihre Schichtenzahl beim Uebergang in den bläschenartigen Teil in kurzer Uebergangszone. Das Areolargewebe umschließt als 2—300 μ breiter Gürtel die ganze Anlage, also auch den großen Hohlraum, wobei eine konzentrische Stellung der Zellen sich nicht erkennen läßt. Die Haaranlagen, erst im Stadium des Keimes, finden sich spärlich in einiger Entfernung der Zitzenbasis.

Ein ähnliches Bild fand ich bei einem Embryo von 23,6 (31,2) cm Länge (siehe Tafelfig. 2 dargestellt). Eine ca. 2 mm hohe Zitze trägt auf ihrer Spitze eine flach konische Mammarknospe, welche in einen schlanken, fein kanalisierten Epithelsproß von 1,8 mm Länge übergeht. An seinem proximalen Ende bildet dieser die Ampulle, die in einen diesmal stark gebuchteten, weiten Hohlraum mündet, der zu $\frac{4}{5}$ unterhalb (jenseits) der Zitzenbasis gelegen ist und in wechselnder Anzahl allseitig sekundäre Sprossen abgibt.

Läßt man diese zwei zuletzt geschilderten Serien unbefangen auf sich einwirken, so möchte man versucht sein, am Primärspieß zwischen einem im Bereiche der Zitze liegenden, engen und einem proximal von der Papille im spätern Drüsengewebe sitzenden, weiten Teil zu unterscheiden. Damit käme man auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu einer Trennung des Ausführungsgangsystems der Milchdrüse, wie sie Ellenberger und Baum (16) heute noch durchführen, indem sie bekanntlich den über der Zitze befindlichen Abschnitt allein als Zisterne, den ganzen, in der Zitze selbst liegenden Teil als Strichkanal auffassen. Die Berechtigung, aus den geschilderten zwei Bildern solche Schlüsse zu ziehen, ist aber hinfällig, sobald man ältere Stadien zu Rate zieht. Dort beobachtete ich immer, wie das bisher aus den Schilderungen und den Abbildun-

gen aller Autoren, die sich mit der Entwicklung der fraglichen Verhältnisse beschäftigten, einwandfrei hervorgeht, daß die Ausweitung des Hohlraumsystems in den entferntest gelegenen — den proximalen — Abschnitten des Primärsprosses beginnt und von dort aus in der Richtung gegen die Mammarknospe hin allmählich fortschreitet. Ausnahmen von dieser Regel bilden offenbar die hier gefundenen Fälle. Sie bestehen darin, daß die erste, sehr rasch eintretende Erweiterung des Ausführungsganges sich auf den am weitesten proximal gelegenen Abschnitt beschränkt, während der in der Zitze gelegene Teil vorderhand noch eng bleibt und sich schroff gegen jenen absetzt. Dieses Stadium — und zu dieser Auffassung berechtigen sowohl alle spätern Entwicklungsphasen, wie auch die durch außerordentlich zahlreiche Untersuchungen definitiv bekannten Verhältnisse beim ausgewachsenen Tier — muß als ein nur temporär auftretendes gedeutet werden. Während beim jüngern Embryo der blasse Teil des Primärsprosses ganz außerhalb der Zitze gelegen ist, ragt er bei ältern Exemplaren immer mehr ins Gebiet der eigentlichen Zitze hinein.

Der Differenzierungsprozeß, der zur Scheidung von Milchzisterne und Strichkanal führt, ist durch zwei Faktoren bedingt: einerseits durch Lichtungsverhältnisse, andererseits aber durch spezielle Entwicklungsvorgänge im Epithel, von denen jetzt die Rede sein soll.

Das gegenüber den andern Lagen deutlich sich markierende Stratum basale läßt sich von der Mammarknospe aus am Primärsproß bis zur Höhe der Zitzenbasis verfolgen. Die innern Zellreihen stehen anfänglich in longitudinaler Richtung. Wenig oberhalb der Ampulle wird die dem Lumen zugekehrte Schicht kubisch. Allmählich nehmen diese Zellen an Höhe zu, und in der Ampulle selbst ist ein typisches Zylinderepithel zu sehen, während dagegen der große Hohlraum nur von einem 2—3schichtigen platten Epithel ausgekleidet ist. Diese Differenzierung, die von nun an in jedem Stadium angetroffen wurde, ist ein Fingerzeig dafür, wie Strichkanal und Zisterne sich histologisch gegeneinander abgrenzen werden. Die Verhältnisse des Areolargewebes liegen wie im vorgängigen Falle. Die Haaranlagen, an der Zitzenbasis verteilt, haben sich zu ziemlich langen Zapfen entwickelt.

Das Euterchen eines Fötus von 21,9 (29,0) cm Länge zeigt 15—20 sekundäre Sprosse. Alle schon mit einem Lumen versehen,

sitzen sie an einem vielbuchtigen Sammelraum, der im Gegensatz zu früher nicht ein großes, einheitliches Lumen bildet, sondern allmählich gegen die Zitzenspitze hin in den hier mit vielen Längs- und Querfalten ausgestatteten engen Kanal ausläuft (siehe Textfig. f). Kurz bevor der Sproß in die Mammarknospe übergeht, verschwindet die Lichtung gänzlich: der Sproß wird kompakt. Das in den tiefen Partien 1—2schichtige Epithel nimmt distalwärts an Höhe immer mehr zu. Die randständigen Basalzellen erscheinen ca. 500 μ proximal von der Stelle, wo der Primärsproß mit deutlicher Grenze an die flach konische Mammarknospe stößt. Diese letztere umschließt einen rundlichen, aus verhornenden und zerfallenden Zellen bestehenden Körper, auf dessen Entstehung ich schon früher hingewiesen habe. Rein (45) hat ihn als ein sphärisches Gebilde beschrieben, das an die in den Kankroiden gelegenen, konzentrischen Körper erinnere. Auch sah er, daß dieser Hornpfropf sich in spätern Stadien herauslöst und eine trichterförmige Vertiefung zurückläßt, deren Wände von derselben Struktur sind, wie die benachbarte, die Zitze bekleidende Epidermis. Diese Befunde stimmen mit den meinen überein, wie ich noch zeigen werde. Areolarzone und Haaranlagen verhalten sich im wesentlichen wie im vorher beschriebenen Falle.

Ein Embryo von 39,5 (48,0) cm Länge zeigt eine 3,1 mm hohe, 2,7 mm breite Zitze, die auf ihrer Spitze eine kelchförmige Mammarknospe trägt. Ihr Zentrum birgt den bekannten Hornpfropf. Eine wohldifferenzierte Basalzellschicht ist am primären Sproß nur auf die Distanz von ungefähr 500 μ deutlich ausgeprägt. Im gleichen Abschnitt bleibt das Lumen eng, und die zentralen Zellschichten ordnen sich in Richtung der Zitzenachse an. Dann tritt der Epithelwechsel ein (vgl. Tafelfig. 3 und Textfig. g). Die innern Lagen verlieren sich allmählich. Damit weitet sich der Kanal, und die dem Lumen zugekehrte Schicht wird zunächst kubisch, um in den tiefern Partien zu einem hohen Zylinderepithel sich auszuwachsen, das nunmehr nur noch in zwei Lagen vorhanden ist. So entsteht ein länglicher, vielbuchtiger Zitzenhohlraum, der sich unterhalb der Zitzenbasis abermals erweitert und jetzt eine eiförmige ca. 2 mm hohe und 1 mm breite Höhlung darstellt. Beide Teile (Zitzenteil und Drüsenteil) sind mit demselben Epithel ausgekleidet, das allerdings im Gebiet des großen Hohlraums wieder niederer, d. h. mehr kubisch wird. Dieses Präparat gibt offenbar zum ersten Male einen sichern Hinweis dafür, wie Strichkanal und Zisterne sich gegeneinander differen-

zieren. Die Mammarknospe erweist sich nach den vorliegenden Untersuchungen für die Entwicklung des Ausführungsgangssystems von untergeordneter Bedeutung. Dagegen wird immer mehr deutlich, daß Strichkanal und Zisterne gemeinschaftlich aus dem Primärspieß entstehen, und zwar geht der Ductus papillaris aus dem Anfangsteil hervor, soweit das typische Stratum basale mit dem darüberliegenden polygonalen Epithel sich erhält, während die Zisterne einheitlich aus den tiefer gelegenen Abschnitten des Sprosses sich entwickelt, indem das Epithel sich nach und nach zu einem zweischichtigen Zylinderepithel ausgestaltet und dadurch anfänglich zwischen beiden Teilen eine Uebergangszone entsteht. Die Haaranlagen haben sich nun zu langen Zapfen entwickelt, denen die Schweißdrüsen als kurze, kolbige Anhänge anliegen. Erwähnenswert erscheint mir, daß sich bei diesem Embryo zum ersten Male ganz feine elastische Fasern vorfinden, die gleichmäßig in der Zitze verteilt sind.

Die Serienschnitte einer Anzahl weiterer Föten ergeben ein so einheitliches Bild, daß ich sie miteinander beschreiben kann. Es handelt sich um Embryonen von 30,5 (38,5), 33,5 (42,5), 36,0 (46,0), 39,5 (48,0), 42,0 (66,0), 45,0 (65,0), 55,0 (65,5), 69,0 (82,5) cm Länge, deren 4—8 mm hohen und 3—6 mm basalen Durchmesser zeigende Zitzen längs und quer zur Achse geschnitten wurden. Mit deutlichem Absatz geht die konische, mit dem Hornpfropf ausgefüllte Mammarknospe in den primären Epithelsproß über (Textfig. h). Ihr Stratum basale, das von demjenigen der Epidermis nicht zu unterscheiden ist, wird im Primärspieß ein wenig niedriger und läßt sich durchschnittlich $\frac{1}{2}$ mm weit dem Spieß entlang verfolgen. Ueber der Basalschicht liegen polygonale Epithelzellen, die gegen die Zisterne zu an Schichtenzahl abnehmen und so eine ausgesprochene Uebergangszone bilden. Mit dem Uebergang in das Zylinderepithel erweitert sich der schmale Kanal ziemlich auffällig und wird, nur wenig fern von der Zitzenspitze, zur vielfach gebuchteten, mit Längs- und Querspalten ausgestatteten Zisterne. Anfänglich einen mittleren Durchmesser von 60 μ besitzend, vergrößert sie sich basalwärts in ziemlich gleichartigem Tempo bis zum proximalen Ende, das 2—3 mm unter der Zitzenbasis sich befindet und etwa das vierfache des anfänglichen Quermaßes erreicht. Anhaltspunkte, die der Form oder Struktur nach eine prinzipielle Zweiteilung dieses spätern Milchsammelraumes rechtfertigen würden, habe ich nicht finden können. In diesen letzten Fällen allen handelt es sich um einen einheitlichen, gegen die

Tiefe zu allmählich weiter werdenden Hohlraum, dem der enge Mündungsteil — Ductus papillaris — infolge seiner strukturellen Verschiedenheit gegenübersteht, ohne allerdings scharf abgesetzt zu sein. Aus der Zisterne führen die spätern Milchgänge — Ductus lactiferi —, die aus den sekundären Sprossen entstanden sind, weiter ins Gewebe hinein, deren fernere Ausgestaltung, weil nicht zu meiner eigentlichen Aufgabe gehörig, ich nicht verfolgt habe. Wenig oberhalb des Strichkanals legen sich der Zisternenwand kolbenförmige epitheliale Ausbuchtungen an, die bei den jungen Föten noch zapfenförmig und klein sind, später aber an Vielgestaltigkeit zunehmen und sich als die bekannten akzessorischen Milchdrüsen der Zisternenwand erweisen. Bei Embryonen von ca. 30 cm Länge, d. h. in einem Alter von ungefähr 20 Wochen, hat also die Zisterne ihre definitive Form erreicht. So bleibt nur noch die Frage offen, wie sich einerseits der Ductus papillaris weiter differenziert und andererseits, auf welche Art die fernere Entwicklung der Mammarknospe vor sich geht.

Beiläufig sei über die Verhältnisse der elastischen Fasern noch gesagt, daß schon bei einem 30 Wochen alten, 55,0 (66,0) cm langen Fötus eine Verdichtung des elastischen Gewebes in der Gegend des spätern Strichkanals zu beobachten ist, in der Weise, daß die Fasern sich zirkulär um den letzteren herum anordnen.

An die Verhältnisse bei dem zuletzt geschilderten Stadium schließen die des Neugeborenen ohne Lücke an. Die Zitzen von 6—14 Tage alten Kälbern zeigen im allgemeinen das uns bekannte Bild (vgl. Textfig. i). Die Epidermis der Zitze wie auch das Epithel des Strichkanals sitzen jetzt allerdings einem wohlausgebildeten Papillarkörper auf, der im Prinzip schon so gebaut ist, wie es M a n k o w s k i (41) am erwachsenen Tier genau beschrieben hat. Die Mammarknospe birgt zumeist in ihrer Kavität den bekannten Hornpfropf; in vielen Fällen ist er bereits herausgefallen. Dadurch entsteht dann ein dem Baue nach der Epidermis gleichender Trichter, der proximalwärts in einen ungefähr 1,5 mm langen epithelialen Hohlzylinder übergeht. Dieser Teil repräsentiert den zukünftigen Strichkanal. Strukturell der Epidermis vollkommen ähnlich, lassen sich an ihm folgende Schichten unterscheiden, auf die auch M a n k o w s k i (41) aufmerksam macht. Ueber dem Stratum basale befindet sich ein bereits Stratum spinosum, welchem ein mit Keratohyalinkörnern reichlich versehenes Stratum granulosum aufliegt,

das gegenüber der Zitzenepidermis bedeutend stärker ausgeprägt ist (vgl. Tafelfig. 4). Den Abschluß bildet ein mächtiges Stratum corneum, welches sich gegen die Mitte des Kanals zu auflockert. So ist der Strichkanal meist von solchen z. T. losgelösten Hornmassen ausgefüllt. Sobald die Lichtung sich auszuweiten beginnt, vermindert sich die Höhe des Epithels allmählich, so daß eine Uebergangszone entsteht, die sich fast auf die Länge von 1 mm ausdehnt, um schließlich in das Zylinderepithel der Zisterne überzugehen.

Wie aus Fig. 4 hervorgeht, hat sich das Netz von elastischen Fasern derart entwickelt, wie es auch beim erwachsenen Tier als typisch vorkommt: speziell um den Strichkanal herum besteht ein röhrenförmiger Mantel aus elastischem Gewebe, der den muskulösen Verschuß unterstützt, wie es K ä p p e l i (30) beim funktionierenden Euter in jüngster Zeit nachgewiesen hat.

Zum ersten Male konnte ich bei diesen Präparaten in der Zitzen- spitze glatte Muskelfasern finden.

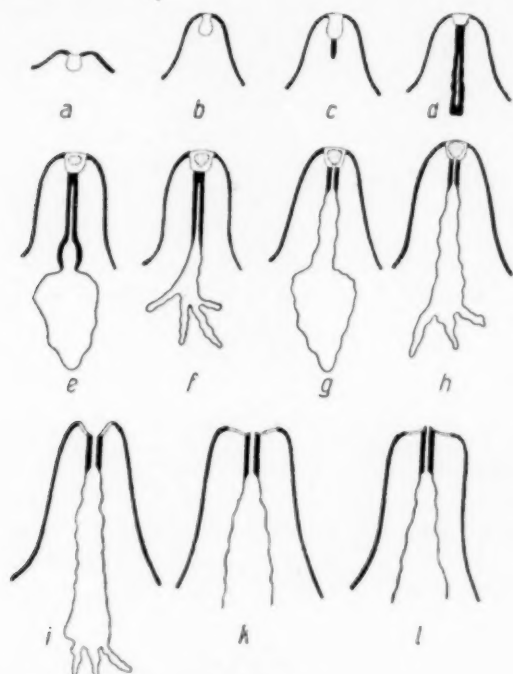
Beim drei Wochen alten Tier ist die ursprüngliche Mammarknospe noch immer nachzuweisen. Die Delle, die sie in sich schließt, ist flacher geworden. Der Strichkanal hat eine Längenausdehnung von ungefähr 2 mm. Die Epithelverhältnisse sind dieselben wie bei den soeben beschriebenen Stadien. Die Uebergangszone, die in das schön ausgebildete, zweischichtige Zylinderepithel des Receptaculum lactis übergeht, ist deutlich ausgeprägt.

Bei älteren, 4, 5 und 6 wöchigen Kälbern fand ich mit dem obigen übereinstimmende Verhältnisse. Nur an der Ausmündungs- stelle des Strichkanals erheben sich die epithelialen Ränder desselben und wulsten sich wallartig auf, ohne daß sich das Korium an dieser Bildung mitbeteiligt.

Beim ca. 8 Wochen alten Rinde bildet die Mammarknospe einen weiten, von Hornmassen ausgefüllten Mündungstrichter, dem der Strichkanal als becherförmiger Teil sich anschließt. Sein Lumen ist immer noch durch starke Hornmassen verlegt. Die Uebergangszone zur Zisterne fältelt sich deutlich zur F ü r s t e n b e r g schen Rosette und ist im Vergleich zu früheren Stadien bedeutend kleiner geworden.

Fast vollkommen verstrichen ist die zum Mündungstrichter um- gewandelte Mammarknospe beim $\frac{1}{4}$ Jahr alten Tier (vgl. Textfig. k). Weder gestaltlich noch baulich ist sie nunmehr von der Zitzen- epidermis zu unterscheiden; die Folge der Abflachung ist, daß der Ductus papillaris jetzt selbst auf der Zitzenspitze mündet, der Mün-

dungswall aber mehr oder weniger deutlich sich ausbildet. Der Strichkanal ist bis zur kurzen Uebergangszone von Hornmassen vollständig ausgefüllt.



Entwicklung des Ausführungsganges der Milchdrüse (Schematisch).

Weiß: Mammarknospe. Getüpfelt: Hornpfropf. Schwarz: Zitzenepidermis, sowie Primärspieß und seine Abkömmlinge. (Strichkanal und Zisterne.)

Die Figuren stellen schematisch die Differenzierung von Strichkanal und Zisterne dar. Die Größe der Embryonen ist durch die NasenspitzensteiBlänge angegeben.

a) Embryonen von 8,3—16,5 cm Länge.

b) „ „ 15,9 „ „

c) „ „ 16,1—17,5 „ „

d) „ „ 20,5—26,3 „ „

e) „ „ 25,9—31,2 „ „

f) „ „ 29,0 „ „

g) „ „ 48,0 „ „

h) „ „ 38,5—82,0 „ „

i) 6—14 Tage alte Kälber.

k) $\frac{1}{4}$ Jahr altes Tier.

l) ca. einjähriges Rind.

Die definitiven Verhältnisse lassen sich an Schnitten durch die Zitze des einjährigen Rindes erkennen (siehe Textfig. I). Je nach der Reduktion der Mammarknospe befindet sich auf der Zitzenspitze entweder eine Einsenkung — Mündungstrichter — oder aber eine wärzchenartige Vorwölbung, gebildet aus dem den Strichkanal ausfüllenden Hornteilen und dem Epithelwall. Im Ductus papillaris ist die Längsfaltung seiner Schleimhaut, wie sie am laktierenden Euter bekannt ist, zu sehen. Die epidermoidalen Schichten sind in seiner ganzen Ausdehnung schön ausgebildet. Der Epithelwechsel tritt am zisternenseitigen Ende so plötzlich ein, wie es aus den vielen Arbeiten über das ausgewachsene Tier genugsam bekannt ist.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen führen zu folgenden Ergebnissen:

Die primäre Einzelanlage eines Milchdrüsenkomplexes ist der Milchhügel (Schultze, Bonnet). Er senkt sich in das Korium ein und bildet die Mammarknospe.

Vom Grunde der Mammarknospe wächst beim Rinde ein einziger, kompakter, primärer Epithelsproß in die Tiefe, der eine Länge bis zu 1 mm erreicht und anfänglich im ganzen einheitlich ist (Rein, Profé u. a.).

An seinem proximalen Ende, jenseits der Zitzenbasis, gibt der Primärsproß sekundäre Sprosse ab. Zur gleichen Zeit wird das Auftreten der ersten Haaranlagen in der Umgebung der Zitze beobachtet (Rein, Profé).

Der Primärsproß erhält zunächst ein feines, spaltförmiges Lumen; der Kanalisation folgt später eine partielle, bedeutende Weitung des Hohlraumes im proximalen Abschnitt.

Die durch frühzeitige zentrale Verhornung ausgezeichnete Mammarknospe hat im allgemeinen für die Ausbildung des Ausführungsgangssystems der Milchdrüse keine Bedeutung (Rein, Profé). Sie bleibt im günstigsten Falle als dellenförmiger Mündungstrichter des Ductus papillaris bestehen; meistens aber verstreicht sie vollkommen, wobei der die Strichkanal-Oeffnung begrenzende Rand sich zu einem epithelialen Wall aufwulsten kann.

Aus dem Primärsproß gehen Strichkanal und Zisterne hervor (Profé). Ihre gegenseitige Ausscheidung erfolgt allmählich: einer-

seits durch entgegengesetzte Differenzierungsvorgänge im Epithel, andererseits durch verschiedengradige Ausweitung des entstandenen Hohlraumes.

Die Differenzierung im Primärspieß erfolgt dadurch, daß ein distales, sehr kurzes Mündungsstück im Gebiete der Zitzen spitze gegen einen proximalen, bedeutend längeren Abschnitt sich ausscheidet, der den Hauptteil der Zitze durchzieht und weit über deren Basis hinausreicht.

Der kurze Anfangsteil des Primärspießes wird zum Strichkanal. Er bleibt nach der Kanalisierung eng. Sein Epithel bildet früh, wie in der Mammarknospe und Oberflächenepidermis eine basale Zylinderschicht aus (Klaatsch) und wird im Laufe der Entwicklung zu einem stark verhornenden und mit einem Stratum granulosum ausgezeichneten, vielschichtigen Plattenepithel. Unter diesem entwickelt sich als Papillarkörper das bekannte Leistensystem.

Der bei weitem umfangreichere Hauptteil des Primärspießes wandelt sich zu einem einheitlichen weiten Hohlraum um, den man im ganzen als Zisterne bezeichnen muß. Sein Epithel entbehrt von Anfang an einer markanten Basalzellschicht (im Sinne der Epidermis, der Mammarknospe und des Strichkanals) und differenziert sich vom proximalen Ende distal fortschreitend zu einem zweischichtigen Zylinderepithel auf glatter Unterlage aus. Dabei tritt eine allmählich an Umfang abnehmende Uebergangszone gegen den zum Strichkanal werdenden Anfangsteil auf; diese verschwindet mit dem Abschluß der Entwicklung im ersten Lebensjahre vollkommen.

Der zweite Abschnitt des Primärspießes zeigt Tendenz zu lebhafter Erweiterung. Am proximalen Ende beginnend und gegen den in der Zitze liegenden Teil fortschreitend, führt diese Dilatation zur Ausgestaltung einer schließlich einheitlichen Höhle, die im Zitzenende etwas enger bleibt als jenseits der Basis.

Der Erweiterungsvorgang des Zisternenteils des Primärspießes kann in jungen Stadien von der Norm abweichen, indem der über der Zitzenbasis gelegene Abschnitt allein blasig aufgetrieben befunden wird, so daß dieser sich gegen den engeren Teil innerhalb der Zitze scharf absetzt, der im übrigen baulich in typischer Weise von der Strichkanalanlage sich unterscheidet. Es handelt sich bei dieser Form um ein ausnahmsweise auftretendes Uebergangsstadium im Laufe der Entwicklung, das in der Folge durch Uebergreifen der Erweiterungstendenz auf den Zitzenabschnitt rasch verloren geht.

Die bekannte Areolarzone der frühen Stadien beschränkt sich, entgegen der herrschenden Auffassung, bei der weiteren Ausgestaltung der Milchdrüse nicht auf die Umgebung der Mammarknospe (Klaatsch); sie bildet sich vielmehr zu einem die gesamte Drüsenanlage umgebenden Mesenchympolster um und liefert einerseits das Stromagewebe der Zitze, andererseits das Stützgewebe des späteren Milchdrüsenkörpers.

Nachdem die Gegenbaur-Klaatsch'sche Auffassung der Zitzenbildung vollständig abgelehnt werden muß, sollte bei der Entwicklung der Papille von dem Begriff eines „Kutiswalles“ gänzlich abgesehen werden. Der „Wall“ wird nur vorgetäuscht durch zentrale Einsenkung der Oberfläche der Mammarknospe in Verbindung mit der ersten Erhebung derselben zur jungen Zitze durch Wucherung der Warzenzone, d. h. auch des Mesenchymgewebes unter der Mammaranlage.

Die elastischen Fasern finden sich schon zur Zeit der halben Schwangerschaft als feines diffuses Netz, das gleichmäßig über die Zitze hin verteilt ist. Gegen das Ende der Schwangerschaft und speziell nach der Geburt kann eine Verdichtung um den Strichkanal herum beobachtet werden, indem die Fasern sich mantelartig um den Ductus papillaris herum legen und so einen elastischen Verschuß bilden.

Glatte Muskelfasern im Bereich der Milchdrüsenanlage können erst nach der Geburt in der Gegend der Zitzenspitze beobachtet werden.

Herrn Prof. Dr. O. Zietzschmann möchte ich am Schlusse meiner Arbeit für die Ueberweisung des Themas und das teilnehmende und fördernde Interesse an diesen Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Besonders fühle ich mich auch Herrn Tierarzt Hug in Wädenswil und Herrn städt. Tierarzt Schwarz in Zürich zu großem Danke verpflichtet, welche beide Herren durch die freundliche Zusage von Material meine Arbeit in weitgehendem Maße unterstützt haben.

Literaturverzeichnis.

1. Bertkau, F., Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Milchdrüse. Anat. Anz. Bd. 30, 1907, S. 161.
2. Bonnet, R., Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 2, 1893, S. 604. und Bd. 7. 1893, S. 937.
3. Derselbe, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 3. Aufl. Berlin 1918.
4. Breßlau, E., Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Mammarorg. bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. Bd. 4, 1902, S. 261.
5. Derselbe, Weitere Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 21, 1902, S. 178.
6. Derselbe, Entwicklung des Mammarapparates der Marsupialier Insektivoren, Karnivoren und Wiederkäuer. Jen. Denkschr. (zoologische Forschungsreisen im australischen und malayischen Archipel von R. Semon). Bd. 4, 1912.
7. Brouha, Recherches sur les diverses phases du développement et de l'activité de la mammelle. Archives de biologie. T. 21, 1905, p. 954.
8. Burkhardt, H., Ueber embryonale Hypermastie und Hyperthelie. Anat. Hefte Bd. 8, 1897, S. 527.
9. Chauveau, Arloing, S. und Lesbre F. X., Traité d'anatomie comparé des animaux domestiques T. 2, Paris 1905.
10. Christ, F., Untersuchungen über die Muskulatur und das elastische Gewebe in der Milchdrüse der Haussäugetiere. Inaug.-Diss. Gießen 1905.
11. Curtis, Le développement de la mammelle et du mamelon. Revue biologique du nord de France, 1889 (zit. nach Bonnet).
12. Eggeling, H., Ueber die Hautdrüsen der Monotremen. Anat. Anz. Ergänzt. Heft Bd. 18, 1900, S. 29.
13. Derselbe, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. Jen. Denkschr. Bd. 7, 1899, S. 79.
14. Derselbe, Ueber ein wichtiges Stadium in der Entwicklung der menschlichen Milchdrüse. Anat. Anz. Bd. 24, 1904, S. 595.
15. Derselbe, Ueber die Form des Milchdrüsenkörpers beim menschlichen Weibe. Anat. Anz. Bd. 45, 1913, S. 33.
16. Ellenberger, W. und H. Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. 14. Aufl., Berlin 1915.
17. Franck, L., Handbuch der Anatomie der Haussäugetiere mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. Stuttgart 1871.
18. Fürstenberg, M. H. F., Die Milchdrüse der Kuh, ihre Anatomie, Physiologie und Pathologie. Leipzig 1868.

19. Fürstenberg, Leisering und Müller, Die Rindviehzucht. 1. Bd. Anatomie und Physiologie des Rindes. Berlin 1876.
20. Gegenbaur, C., Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Haussäugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 7, 1873, S. 204.
21. Derselbe, Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morph. Jahrbuch, Bd. 1, 1876, S. 266.
22. Derselbe, Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen, Leipzig 1886.
23. Gurlt, E. F., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. 4. Aufl. Berlin 1860.
24. Hamburger, C., Studien zur Entwicklung der Mammarorgane. Anat. Anz. Bd. 18, 1900, S. 16.
25. Henneberg, B., Die erste Entwicklung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte, Bd. 13, 1900, S. 1.
26. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1898.
27. Hirschland, L., Beiträge zur ersten Entwicklung der Mammarorgane beim Menschen. Anat. Hefte, Bd. 11, 1899, S. 221.
28. Hug, M., Beiträge zur pathologischen Anatomie und Therapie der Zitzenstenosen des Rindes. Inaug.Diss. Zürich, 1906.
29. Huß, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen beim Menschen und beim Wiederkäuer. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft Bd. 7, 1873, S. 176.
30. Käppeli, F., Ueber Zitzen- und Zisternenverhältnisse der Haussäugetiere. Inaug.-Diss. Zürich 1918.
31. Kallius, F., Ein Fall von Milchleiste bei einem menschlichen Embryo. Anat. Hefte Bd. 8, 1897. S. 153.
32. Kitt, Th., Zur Kenntnis der Milchdrüsenpapillen unserer Haustiere. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin. Bd. 8, 1882, S. 245.
33. Klaatsch, H., Zur Morphologie der Säugetierzitzen. Morph. Jahrb. Bd. 9, 1884, S. 253.
34. Derselbe, Ueber die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Morph. Jahrb. Bd. 17, 1891, S. 483.
35. Derselbe, Ueber Mammartaschen bei erwachsenen Huftieren. Morph. Jahrb. Bd. 18, 1892, S. 349.
36. Derselbe, Ueber Marsupial-Rudimente bei Placentaliern. Morph. Jahrb. Bd. 20, 1893.
37. Derselbe, Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. Semonsche Forschungsreisen, 1895. S. 157.
38. Leperovsky, L., Ueber das elastische Gewebe der menschlichen Milchdrüse. Anat. Anz. Bd. 45, 1914, S. 504.
39. Leyh, F. H., Handbuch der Anatomie der Haussäugetiere. 2. Aufl. Stuttgart 1859.
40. Lustig, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Mamma des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, 1915, S. 39.
41. Mankowski, F., Der histologische Bau der Kuhzitze. Inaug.-Diss. Bern 1903.

42. Martin, P., Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. 1 und 2, Stuttgart 1912 und 1915.
43. Derselbe, Die Milchdrüse. In Ellenbergers Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Berlin, Bd. 1, 1910, S. 233.
44. Profé, O., Beiträge zur Onto- und Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte Bd. 11, 1899, S. 247.
45. Rein, G., Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 20, 1881, S. 431. und Bd. 21, 1882, S. 678.
46. Riederer, Th., Ueber den Bau der Papilla mammae des Rindes. Inaug.-Diss. Bern 1903.
47. Rievel, H., Die Milch und ihre Absonderung. Im Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere von W. Ellenberger und A. Scheunert. Berlin 1910, S. 220.
48. Rubeli, O., Besonderheiten im Ausführungssystem des Kuheuters. Vortr. in der Naturf. Gesellsch. Bern 1914.
49. Derselbe, Ueber einige anatomische Verhältnisse des Rindseuters und deren Bedeutung für die Physiologie und Pathologie. Schweiz. Arch. f. Tierheilkde. Bd. 58, 1916, S. 357.
50. Rudolphi, Einige Bemerkungen über den Bau der Brüste. Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften. Berlin 1831.
51. Schickele, G., Beiträge zur Morphologie und Entwicklung der normalen und überzähligen Milchdrüsen. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. Bd. 1, 1899, S. 506.
52. Schmidt, H., Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Morpholog. Arbeiten von Schwalbe. Bd. 7, 1897, S. 157.
53. Schultze, O., Ueber die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anz. Bd. 7, 1892, S. 265.
54. Derselbe, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Verhandlg. der Phys. med. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. 16, 1893, S. 171.
55. Derselbe, Grundriß der Entwicklung des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897.
56. Schwalbe, G., Ueber die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Morph. Arbeiten Bd. 8, 1898, S. 341.
57. Semon, R., Bemerkungen über die Mammarorgane der Monotremen. Morph. Jahrb. Bd. 27, 1899, S. 497.
58. Strahl, H., Die erste Entwicklung der Mammarorgane beim Menschen. Verhandlg. d. Anatom. Gesellsch. Versamml. zu Kiel 1898, S. 236.
59. Talma, S., Beitrag zur Histogenese der weiblichen Brustdrüse. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 20, 1899, S. 145.
60. Tourneux, Atlas d'embryologie. Développement des organes géniteau-urinaires chez l'homme. 1892 (zit. nach Bonnet).
61. Wirz, O., Das Hohlraumssystem der Milchdrüse beim Rind. Inaug.-Diss. Bern 1913.

62. W i e d e r s h e i m, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1898.
63. W e b e r, M., Die Säugetiere. Jena 1904.
64. Z i e t z s c h m a n n, O., Bau und Funktion der Milchdrüse in W. Grimms Physiologie und Chemie der Milch. Berlin 1910.
65. D e r s e l b e, Anatomische Skizze des Kuheuters und der Milchströmung. Schweiz. Arch. f. Tierheilkde. Bd. 59, 1915. S. 645.
66. Z w a r t, S. G., Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Milchdrüse des Rindes. Inaug.-Diss. Bern 1911.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII.

- Fig. 1. Sagittalschnitt durch die Mammaranlage eines 13,7 (17,5) cm langen Embryos.

Färbung: Hämatoxylin-Eosin. 120fache Vergrößerung. Von der Mammarknospe aus ist ein kompakter Epithelsproß in die Tiefe gewachsen.

- Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Anlage eines 23,6 (31,2) cm langen Embryos.

Färbung: Hämatoxylin-Eosin. 45fache Vergrößerung. Der kanalisierte Epithelsproß weitet sich im proximalen Abschnitt bläschenartig aus. Das Stratum basale läßt sich bis zur Zitzenbasis verfolgen. Die dem Lumen zugekehrte Zellschicht zeigt anfänglich longitudinale Stellung, wird wenig oberhalb der Ampulle kubisch und wandelt sich allmählich zu einem Zylinderepithel um, das sich jedoch im bläschenförmigen Teil wieder verflacht.

- Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Zitze eines 39,5 (48,0) cm langen Fötus.

Färbung: Hämatoxylin-Eosin. 45fache Vergrößerung. Das Lumen bleibt eng, soweit die Basalzellschicht reicht. Sowie die Lichtung weiter wird, wandelt sich die innere Zellage zu einem kubischen, später zu einem zylindrischen Epithel um.

- Fig. 4. Schnitt durch die Zitze eines 14 Tage alten Kalbes.

Färbung: Resorzin-Fuchsin nach Weigert. 25fache Vergrößerung. Der Strichkanal ist von polygonalem Plattenepithel ausgekleidet, das nach kurzer Uebergangszone in das deutlich zweischichtige Zylinderepithel der Zisterne übergeht.

Alle Figuren wurden auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Die Anlage und Entwicklung des Vornierenglomerulus bei anuren Amphibien (*Rana temporaria*) mit besonderer Rücksicht auf seine Gefäße.

Von

A. Hartmann.

Assistentin am histologisch-embryologischen Institut.

Hierzu Tafel IX-XII u. 13 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	211
II. Material und Technik	212
III. Die Entwicklung der Aorta und des Vornierenglomerulus mit seinen Gefäßen . .	212
a) Literatur	212
b) Aorta und Glomerulusgefäße	215
1. Herkunft des Materials und Anordnung desselben. Erstes Auftreten der Glomerularfalte	215
2. Herausbildung der Glomerulusgefäße. Ihre Verbindung mit Aorta und Dottergefäßnetz	234
3. Rückbildungserscheinungen an den Aorten-Glomerulargefäßen	244
IV. Die Cardinalvenen:	
a) Literatur und erste Entwicklung. Verhalten der Cardinalvenen am kaudalen Rumpfe und ihre Beziehungen zur Schwanzvene	253
b) Literatur über die Beziehungen der Cardinalvenen zum Glomerulus	263
Entstehung der Cardinalvenen-Glomerulusverbindungen . .	263
V. Der vollausgebildete Glomerulus	274
a) Beschreibung	274
b) Vergleich mit dem Glomerulus der Urodelen	279
c) Ableitung seiner Gefäße. Vergleichendes	282
VI. Zusammenfassung	298

I. Einleitung.

Meine vor kurzem zum Abschluß gebrachten Untersuchungen über die ersten Anlagen der Gefäßbahnen bei urodelen Amphibien haben mir den Gedanken nahegelegt auch anure Vertreter der Klasse zu untersuchen. Ich hoffte einerseits die dort erhobenen Befunde bestätigen und weiter ausbauen zu können, andererseits aber auch einige Fragen, die ich seinerzeit offen lassen mußte, einer endgültigen Beantwortung zuzuführen.

Die neuen Untersuchungen, die in bezug auf das Dottergefäßsystem noch nicht zum Abschluß gelangt sind, haben mir nun bereits gezeigt, daß das Untersuchungsobjekt *Rana* zur Entscheidung der strittigen Fragen noch weit ungünstiger ist, als die früher untersuchten Urodelen *Salamandra* und *Axolotl*, daß ich von ihm also in dieser Hinsicht keine weitere Aufklärung zu erhoffen habe.

Dagegen zeigte ein anderes Gebiet, nämlich die Region der Vorniere, sehr interessante Gefäßverhältnisse, die es wünschenswert erscheinen ließen, sie gesondert zu veröffentlichen. Ich habe sie zunächst genauer verfolgt, besonders da die spärlichen hierüber vorliegenden Mitteilungen wenig positive Angaben bieten und sich z. T. auch widersprechen. Fernerhin versprach der Vergleich mit den Vornierengefäßen der Urodelen aus bereits in der früheren (noch nicht veröffentlichten) Arbeit erwähnten Gründen interessante Aufschlüsse zu geben.

Es soll daher im folgenden zunächst über die Entstehung der Gefäße des Glomerulus und der Aorta berichtet werden, da beide so innige Beziehungen zueinander zeigen, daß sie nicht getrennt besprochen werden können; dagegen kann die Entstehung der Cardinalvene für sich betrachtet werden; denn der Anschluß der Glomerulusgefäße an sie erfolgt erst relativ spät. Die Entwicklung des drüsigen Anteils der Vorniere kann, da hierüber schon eingehende Untersuchungen vorliegen (Mollier, Field u. a.) hier außer acht gelassen werden.

II. Material und Technik.

Ueber die angewandten Methoden kann ich mich kurz fassen. Als Untersuchungsobjekt dienten Larven von *Rana temporaria*. Von dem im Aquarium abgesetzten Laich wurden von Stunde zu Stunde Embryonen bzw. Larven fixiert in konzentrierter Sublimatlösung mit Zusatz von 5% Eisessig und in Zenkerscher Flüssigkeit mit Zusatz von 5% Formol. Nach rascher Härtung in langsam steigendem Alkohol wurden die Objekte über Bergamotteöl in Paraffin eingebettet und in Serien geschnitten. Vor der Einbettung wurde jeder Embryo skizziert und sorgfältig gemessen. Eine genaue Feststellung der Urvirbelzahl war weder an frischen noch an fixierten, noch an aufgehellten Objekten mit Sicherheit möglich; es wurden daher alle anderen äußeren Merkmale möglichst genau aufnotiert. Nach dem Ueberziehen mit einem dünnen Celloidinhäutchen wurden die Schnittserien unter Vermeidung von absolutem Alkohol mit Hansens Hämatoxylin-Eosin-Orange G gefärbt oder die schon vor der Einbettung in toto mit Boraxkarmin gefärbten Embryonen zum Teil mit Pikroblauschwarz nach *Heidenhain* nachbehandelt. Letztere Methode gibt bessere Bilder, als die Hämatoxylinfärbung, da die Kerne diesen Farbstoff schlecht annehmen.

III. Die Entwicklung der Aorta und des Vornierenglomerulus mit seinen Gefäßen.

a) Literatur.

Was zunächst die über den Anuren-Glomerulus vorhandene Literatur anbetrifft, so sind seit der im Hertwigschen Handbuch erschienenen zusammenfassenden Bearbeitung von *Felix* (1906), die sich im wesentlichen auf die Arbeiten von *Goette* (1875), *Fürbringer* (1878), *Mollie* (1890) und *Field* (1894) stützt, mehrere neuere Arbeiten zu erwähnen.

Die Arbeit *H. Rabs* über die Amphibienvorniere (1904) sucht vor allem ihre Beziehungen zum Müllerschen Gang klarzulegen, seine Schilderungen beziehen sich auf ältere, bereits fertig ausgebildete funktionsfähige, wenn auch noch nicht völlig ausgewachsene Stadien der Vorniere von *Salamandra maculosa* und scheiden daher für unsere Betrachtung vorerst aus.

F i l a t o w (1904, 1905) widmet speziell der Entwicklung des Glomerulus bei *Rana arvalis*, *R. esculenta* und *Bufo* ein ausführliches Kapitel; es entsteht nach ihm der Glomus als ein Ast der Wurzel der Aorta, „mit welcher er sich zu gleicher Zeit anlegt“. Während aber die Aortenwurzel sich derjenigen der andern Seite immer mehr nähert und schließlich mit ihr verschmilzt, stülpt sich der Glomus immer mehr und mehr in die Leibeshöhle aus, wobei er durch das in ihn eintretende Blut ausgedehnt wird; der von Anfang an vorhandene Zusammenhang der Aortenwurzel mit dem Glomus ist durch einen Kanal vertreten, „folglich existieren weder ein zuführendes noch ein abführendes Gefäß. Eine Bildung von Gefäßen im Glomus wird in keinem einzigen Stadium, bis zum letzten untersuchten inklusive beobachtet; auch in späteren Stadien beobachtet man dieselbe nicht.“ Es ist demnach der Glomerulus nicht ein Gefäßkanal mit einer regelmäßigen Blutzirkulation, und die eingedrungenen Blutkörperchen können nur ausnahmsweise und zufällig zurück in die Aorta gelangen.

M a r c i n o w s k i (1906) beschäftigte sich mit den frühesten Entwicklungsstadien der Gefäße überhaupt und bringt die Vornierengefäße von vornherein mit der Aortenanlage in Zusammenhang; beide werden von Zellen sklerotomaler Herkunft abgeleitet. Sie fand bei *Bufo*embryonen von 16—17 Somiten den Vornierenglomerulus bereits angelegt „in Form unregelmäßiger Zellgruppen, die der eingedellten medialen Wand der Vornierenanlage anliegen und an mehreren Stellen Gefäßlumina zwischen sich fassen, die über 20—30 μ ausgedehnt sind. Ketten von Mesenchymzellen erstrecken sich deutlich zwischen ihnen und dem Sklerotom, dessen frei werdende Zellen außerdem noch medianwärts und dorsalwärts vordringen.“ Die Verbindung mit der Aorta erfolgt erst sekundär und ist nicht, wie F i l a t o w angibt, von Anfang an vorhanden.

Neben der Arbeit F i l a t o w s ist wohl die wichtigste hier in Betracht kommende Abhandlung diejenige von v. M ö l l e n d o r f f (1911). Er beschreibt im „jüngsten Zustand“ des Glomerulus einen wohlcharakterisierten sinusartigen Gefäßraum, der sich durch die ganze Länge der Glomerularfalte hindurchzieht und durch jederseits 3 ca. 60—80 μ breite Verbindungen mit der Aorta in Zusammenhang steht. Außerdem aber bestehen Verbindungen von dem Glomerularsinus zu der Cardinalvene einerseits und zu den Darmgefäßen andererseits und zwar nicht nur eine, sondern zahlreiche, die der Autor

allerdings als sehr zarte, durch die geringste Schrumpfung veränderliche Gebilde bezeichnet. Diese letzteren Verbindungsgefäße erscheinen als etwas ganz Neues, wenn man von der bereits F i e l d und anderen bekannten Art. mesenterica absieht. Bei der weiteren Ausgestaltung treffen an Stelle der ersten breiten Verbindungen mit der Aorta ¹⁾ vier schmalere Verbindungen; die Darmverbindungen bleiben zunächst noch, erst durch die Ausbildung des dorsalen Mesenteriums und das damit verbundene Herabrücken des Darms von der dorsalen Rumpfwand werden die Darmäste allmählich vom Glomerulus losgelöst und bleiben nur mehr als Zellzüge erhalten, während die Anastomose unter den Darmgefäßen selbst bestehen bleibt. Der glattwandige Blutsinus wird durch vom Rande her eindringende Zellen eingeengt und erhält ein gebuchtetes Lumen. Die Züge zu den Cardinalvenen bleiben bestehen. Bis zum fertigen Zustand wurden die Zu- und Abflußbahnen auf je eine reduziert und gleichzeitig damit nimmt auch die Länge des Ansatzes des Glomerulus am Mesenterium ab.

Mit diesen Ausführungen, denen eine Reihe klarer Schemata und eine ganze Anzahl von Mikrophotogrammen zugrunde liegt, aus denen sich sehr wenig entnehmen läßt, stehen meine eigenen bei Urodelen erhobenen Befunde in Widerspruch. Ich habe dort die erste Anlage des Glomerulus nicht in dem Auftreten der Splanchnopleurafalte gesehen, sondern in zwei von der Aorta weg in ventraler Richtung zwischen Darm und Splanchnopleura sich einschiebenden, kurzen Gefäßen, welche die mehr ventral liegenden aus dem Herzen kommenden Darmvenen nicht erreichen, also nicht als vollwertige Darmquergefäße angesehen werden dürfen. Diese beiden kurzen jeweils den V nrienterichtern gegenüberliegenden Quergefäße treten beiderseits durch eine Längsanastomose miteinander in Verbindung, und erst dann erhebt sich über dem werdenden Gefäßplexus eine Falte der Splanchnopleura, in welche die Gefäße einbezogen werden; auf diese Weise werden sie von der Darmwand abgehoben und es tritt die bekannte Form des Glomerulus in Erscheinung. Verbindungen zu den Cardinalvenen habe ich nicht gefunden; ob und in welcher Form solche späterhin noch auftreten, konnte ich

¹⁾ v. Möllendorf schildert anfangs drei derartige Aeste, später spricht er von den „ersten breiten Verbindungen, die ungefähr jede die Länge eines Segmentes des sich durch zwei Segmente erstreckenden Organes einnehmen.“

nicht feststellen, da mir ältere Stadien nicht zur Verfügung standen; doch habe ich sie auch bei einigen älteren Larven von *Salamandra maculosa* vermißt.

Daß nachträglich mehrere Verbindungen der Glomerulusgefäße mit der Aorta zustande kommen, die späterhin wieder reduziert werden, halte ich nicht für wesentlich, da es sich bei der Entstehung des Glomerulus doch vor allem darum handelt, ob derselbe aus ursprünglichen primitiven Quergefäßen abgeleitet werden dürfte, und es somit gestattet sei, den Glomerulus der Amphibien bzw. seine Gefäße auf bei phylogenetisch älteren Formen schon vorhandene Gefäßbahnen zu beziehen.

Die kritische Besprechung der oben zitierten Arbeiten soll erst nach der Beschreibung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse vorgenommen werden.

b) Aorte und Glomerulusgefäße.

I. Herkunft des Materials und Anordnung desselben. Erstes Auftreten der Glomerularfalte.

Die Studien an *Salamandra atra* und Axolotl haben gezeigt, daß die Entstehung des Glomerulus in keiner Beziehung steht zur Entstehung des drüsigen Anteils der Vorniere. Die Beschreibung dieser letzteren kann daher völlig außer acht gelassen werden, besonders da hierfür schon die grundlegenden Untersuchungen von Mollier (1890) und Field (1891) vorliegen. Zur Zeit der Entstehung des Glomerulus sind die Vornierenkanälchen bereits vom Mutterboden abgeschnürt und stellen mäßig gewundene durch den Sammelgang miteinander zusammenhängende Kanälchen dar, welche mittels der bekannten drei Trichter in die zwar sehr enge, aber deutlich vorhandene Leibeshöhle münden. Der vorderste Trichter liegt im kranialen Abschnitt des zweiten Segmentes, oft schon ganz nahe dem Zwischenraum zwischen dem ersten und zweiten Segment; ich fand ihn einmal so weit nach vorn verlagert, daß er noch dem ersten Segment anzugehören schien, doch mag die schräge Schnittrichtung in dem ziemlich stark gekrümmten Embryo zu einer Täuschung Veranlassung gegeben haben. Die beiden anderen Nephrostome gehören dem dritten und vierten Segment an. Die Intervalle zwischen den einzelnen Nephrostomen sind nicht immer gleich groß, wie aus den nachfolgenden Figuren hervorgeht. Ein viertes Nephro-

stom, das sich beiderseits bei einem schon ziemlich weitentwickelten Embryo (8,2 mm lang) fand, gehörte dem fünften Segment an. Leider waren hier die primitiven Gefäßverhältnisse schon verwischt; gerade von einem solchen nicht ganz den Regeln entsprechenden Fall müßten sich interessante Aufschlüsse erwarten lassen.

Aus dem Sammelgang setzt sich in kaudaler Richtung der primäre Harnleiter fort; er ist bei meinem jüngsten Embryo (3,0 mm lang) bereits angelegt und endigt in der Höhe des achten Segments in einem Zellhaufen, der sich der Seitenplatte innig anschließt.

Die Entstehung des Glomerulus selbst ist aufs engste verknüpft mit der Entstehung der Aorta; wir werden also zu einem Stadium zurückgreifen müssen, das uns zugleich die ersten Anfänge der Aorta zeigt.

Bei dem Embryo von 3 mm Länge finden sich in der Region der Vorniere die ersten freien Zellen in dem Raum zwischen Chorda, Hypochorda, Darm, Seitenplatte und Urwirbel. Sie sind zunächst noch regellos verteilt, stammen aber offenbar vom medialen untern Rande der Urwirbel, also dem ventralen Abschnitt des späteren Sklerotoms. Eine Beteiligung des oberen Seitenplattenrandes an der Lieferung der freien Zellen konnte ich bei diesem Embryo noch nicht feststellen, sie tritt aber bald in Erscheinung, wenn sie auch immer, was die Menge anbelangt, hinter dem ventralen Urwirbelabschnitt zurückbleibt. Histologisch sind die Zellen rundliche plumpe Elemente, stark mit Dotterplättchen erfüllt, sie lassen zuweilen, durchaus nicht immer eine stärkere Pigmentierung erkennen. Man kann den Prozeß des Freiwerdens der Zellen an der ventralen Ursegmentfläche ganz leicht verfolgen; es lassen sich nämlich gerade am unteren Rande des Urwirbelquerschnitts nicht selten Zellen beobachten, die durch ihre stärkere Pigmentierung und Abrundung gegenüber den übrigen Elementen auffallen, bei welchen sich für gewöhnlich keine Zellgrenzen wahrnehmen lassen. Derartige Zellen finden sich jedoch nicht nur auf den medialen Rand beschränkt; man sieht sie ebenso im lateralen ventralen Abschnitt; und in der Tat lassen sich sehr bald nicht nur zu beiden Seiten der Chorda sondern auch in der Umgebung der Vornierenkanälchen, wenigstens in ihrem dorsalen Abschnitt freie Zellen beobachten. Hierin liegt ein Unterschied gegenüber Salamandra, wo das die Aorta liefernde Mesenchym viel früher sichtbar wird als das die Cardinalvenen liefernde. Kaudal von der Vornierenregion verschwinden diese Zellen vollständig, es fehlt hier

also noch jegliche Aortenanlage. Kranial dagegen scheinen sie vermehrt und hängen nach vorn mit dem um das Vorderende der Chorda und die Hirnblase schon reichlicher entwickelten Mesenchym zusammen.

(Das Herz selbst befindet sich noch im mesenchymatösen Stadium und setzt sich in kaudaler Richtung in zwei Zellstränge fort, die lateral zu beiden Seiten des Darmes liegend bis etwa in die Gegend der späteren Ductus Cuvieri reichen, also bis kurz vor das kraniale Ende der Vorniere. Sie zeigen keine Aufspaltung in einen dorsalen und ventralen Ast.)

Diese anfänglich nur vereinzelt Zellen werden durch Ablösung neuer Elemente aus dem Sklerotom vermehrt und treten z. T. auch durch Ausläufer miteinander in Verbindung (Fig. 1—2 und 3—5). Dadurch werden kontinuierliche Zellketten und damit die Bedingungen für die Entstehung eines Gefäßes geschaffen.

Gegen das kaudale Ende des Embryo zu erfolgt die Abspaltung der Gefäßzellketten in etwas modifizierter Weise: es lösen sich nicht mehr einzelne oder nur locker durch dünne Fortsätze zusammenhängende Elemente vom Mutterboden los, sondern es werden kompakte Zellmassen vom ventralen Sklerotomumfang abgetrennt, die selbstverständlich die segmentale Anordnung noch gut erkennen lassen und erst nachträglich miteinander in Verbindung treten. Dieses Material, das identisch ist mit dem von Greil für *Ceratodus* beschriebenen Angioskleroblastem, liefert nun einerseits die Aorta und andererseits die Cardinalvenen, indem seine Zellen sich lockern und im medialen sowie im lateralen Abschnitt zur Bildung eines Gefäßes zusammentreten. Die zwischen beiden Endothelröhren (Aorta und Cardinalvene) liegenden Zellen werden zur Bildung von allgemeinem Mesenchym aufgebraucht. Sie stellen häufig noch festere Verbindungsstränge zwischen Aorta und Cardinalvene her (Fig. 31—33), wodurch dann ein engerer genetischer Zusammenhang zwischen den beiden Gefäßen gegeben erscheint. In der eben beschriebenen Weise ist ein solcher auch anzunehmen, indem eben beide Gefäße demselben Material entstammen und in der kaudalen Hälfte des Embryo die Auflösung des gemeinschaftlichen Materials in einzelne Zellen erst verspätet erfolgt, wenn die Bildung der beiden Gefäße bereits angebahnt worden ist. In der kranialen Hälfte dagegen kann von einem eigentlichen Aortencardinalvenenstrang nicht mehr die Rede sein, denn hier ist das für beide Gefäße zur Verfü-

gung stehende Material, soweit es nicht überhaupt schon in Form einzelner Elemente vom Mutterboden losgelöst wurde, längst zu lockerem Mesenchym aufgelöst, wenn es zur Bildung von Aorta und Cardinalvene kommt. Dies gilt in noch höherem Maße für die dorsalen Aortenwurzeln und die vordere Cardinalvene. Selbstverständlich ist dies nicht so aufzufassen, als ob hier Aorta und Cardinalvene durch einen leeren Raum voneinander geschieden seien; der Vergleich der Fig. 4—5; 7—8 mit den Fig. 31—33 lehrt, daß auch hier zwischen beiden Gefäßen sich allenthalben lockere Mesenchymzellen ausgespannt finden, nur lassen sich in ihnen keine gesetzmäßig angeordneten fester gefügten Stränge mehr erkennen, wie in der kaudalen Rumpfhälfte. Der Prozeß im ganzen ist wohl der gleiche, nur der zeitliche Ablauf der einzelnen Vorgänge ist verschieden. Ich werde bei der Besprechung der Cardinalvene noch darauf zurückkommen.

Zur Entstehung der Aorta ist noch zu erwähnen, daß dieselbe bei den untersuchten Anuren auch kaudal vom Vornierengebiet sich streckenweise noch paarig anlegt und erst, nachdem es zur Ausbildung zweier nebeneinander gelegener endothelialer Röhrchen gekommen ist, diese miteinander verschmelzen. Ob hier Reminiszenzen an eine ältere noch vollständig paarige Anlage vorliegen, ist fraglich; denn die paarige Anlage erwies sich als durchaus unregelmäßiger und sehr variabler Befund und fehlte bei den primitiveren Urodelen überhaupt.

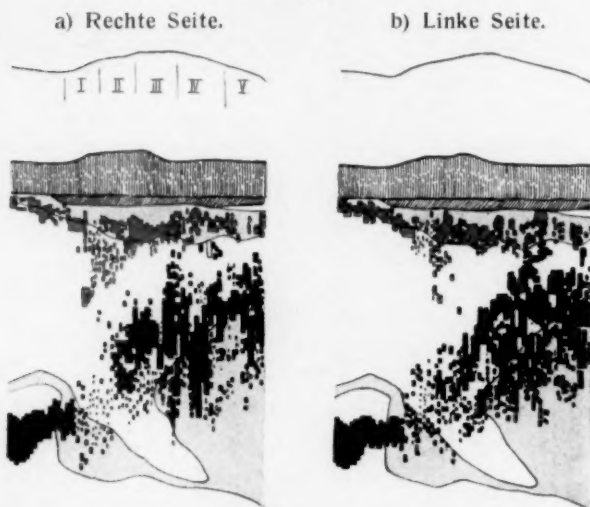
Kehren wir nunmehr zu der Aorta des kranialen Abschnittes zurück.

Schon während sich in der Vornierenregion der Zusammenschluß der einzelnen Zellen zu Strängen wahrnehmen läßt, kann man kranial davon das Einrollen einzelner Zellen zu Endothelröhrchen beobachten, die aber diskontinuierlich entstehen und sich erst nachträglich zum einheitlichen Rohr zusammenschließen. Es sind dies die Anfänge der dorsalen Aortenwurzeln, die mithin die ersten im Embryo zu beobachtenden Endothelröhren darstellen (mit Ausnahme natürlich des Herzendothelrohres und seiner beiden kaudalen Zipfel).

Doch interessiert uns zunächst nur die Aorta des Vornierengebietes. Hier lassen sich die ersten endothelialen Rohrabschnitte bei einem 3,5—3,7 mm langen Embryo ¹⁾ beobachten, der im folgenden genauer zu beschreiben sein wird.

¹⁾ Infolge der Krümmung des Embryo nicht ganz genau zu messen.

Textfigur 1.



Rana temp. (35). Graphische Rekonstruktion der Gefäße und Gefäßzellen kaudal vom Herzen. Schwarz = Dottervenengebiet; Rot = Aortengebiet. 1 : 100 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Die in Textfigur 1 wiedergegebene graphische Rekonstruktion gibt ein Uebersichtsbild. Von den Aortenabschnitten bis zum zweiten Ursegment abgesehen, die noch den dorsalen Aortenwurzeln angehören, tritt ein endotheliales Rohr auf eine längere Strecke im vorderen Teil des Vornierengebietes auf, das sich beiderseits zwischen dem ersten und dem zweiten Nephrostom erstreckt. Bemerkenswert ist ferner, daß sich die Aorten hier paarig anlegen, auch kranial von den Vornieren nicht durch ein unpaares Stück vertreten sind, wie dies bei *Salamandra* und *Axolotl* der Fall ist (vgl. meine früheren Textfig. 12—14). Die Hypochorda liegt im ganzen Vornierengebiet dem Darm unmittelbar auf und es machen in diesem Stadium nicht einmal einzelne Zellen den Versuch, sich zwischen Subchorda und Darm einzuschieben, um die beiderseitigen Anlagen zum gemeinsamen Rohr zu vereinigen (Fig. 4 und 5). Es geht auch aus der Rekonstruktion hervor, daß die beiderseitigen Anlagen und gerade der Endothelröhrenabschnitt relativ weit seitlich am Darm berabreichen.

Die Anlagen der Aorten stehen nun teils durch Ausläufer, welche ihre Endothelzellen selbst nach außen hin noch absenden, teils durch

ihnen anliegende freie Mesenchymzellen mit weiteren Zellketten in Zusammenhang: einmal mit den spärlichen Zellen, die sich zwischen Ursegment und Chorda einschieben, dann mit den Elementen aus den lateralen ventralen Urwirbelabschnitten, also dem Material für die Cardinalvenen, und weiterhin noch, und das erscheint mir zunächst als das wichtigste, mit einzelnen Zellen und Zellgruppen, die sich seitlich am Darm, zwischen ihm und der Splanchnopleura gelegen in ventraler Richtung erstrecken. Diese letzteren erreichen die Zellen der kaudalen Herzausläufer, der Dottervenen, nicht ganz; wenigstens nicht im kranialen Vornierengebiet. Nach vorne hängen sie zusammen mit dem Mesenchym der Kiemenbogen, deren kaudaler Bezirk (hinterster Abschnitt des vierten, fünften und sechsten Bogens) noch mit in die Rekonstruktion einbezogen, aber um die Uebersicht nicht zu stören, nicht mit in die Figur aufgenommen worden ist. (Im dritten Bogen fand sich beiderseits die Anlage eines Gefäßes.)

Es zeigt also auch bei *Rana* der Aortenabschnitt des Vornierengebietes wie bei *Salamandra* und *Axolotl* eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem venösen Dottergefäßnetz; nur im Bereich des dritten Nephrostoms berühren sich beide Gebiete sowohl auf der rechten als der linken Seite und hier ist es natürlich unmöglich zu entscheiden, welche Zellen der späteren Aorta und welche noch dem Dottergefäßsystem zugehören. Dieser enge Zusammenhang beider Anlagen gerade an dieser Stelle findet seine Begründung im weiterentwickelten Zustande, wie das später noch auszuführen sein wird.

Es liegt die Aorta im Vornierengebiet nicht rein dorsal auf dem Darm, sondern etwas in ventrolateraler Richtung gegen die Seitenplatten zu verschoben (Fig. 4—6); außerdem zeigt sie gerade an dieser Stelle noch sehr merkwürdige Beziehungen zum Coelom, über welche Figur 4 und 5 besser orientieren als eine lange Beschreibung. Man beobachtet hier nämlich, daß die Aorta nicht ausschließlich Darmgefäß ist; beide Aorten sind in frontaler Richtung stark verbreitert und reichen nach den Seiten zu fast über die ganze Leibeshöhle weg, deren Dach sie aufliegen. In medio-ventraler, dorsaler und lateraler Richtung hängen sie mit andern Mesenchymzellen zusammen; ihre eigene Wand besteht noch nicht aus lückenlosem Endothel, sondern zeigt stellenweise Unterbrechungen (Fig. 4 und 5). Die von v. Möllendorff so sorgfältig beschriebene Membran, welche schon auf ganz frühen Stadien einen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen den Gefäßzellen herstellen soll und deren Nicht-

beachtung er K. M a r c i n o w s k i vorwirft, konnte ich leider auch nicht feststellen; denn die feinsten Fäden, welche sich gelegentlich zwischen den Zellen beobachten lassen, fasse ich als bei der Fixierung in den flüssigkeitsreichen Embryonen entstandene Gerinnungsprodukte auf; sie finden sich auch nicht nur zwischen den Gefäßzellen, sondern überall wo Mesenchym vorkommt und dürfen wohl nicht als präformierte Membranen gedeutet werden. Zwischen den Aorten und dem Coelomdach selbst finden sich hier keine weiteren Zellen.

Diese Verbreiterung der Aorta gegen das Dach der Leibeshöhle zu ist kein zufälliger, etwa durch die Schnittrichtung bedingter Befund. Sie wird auch noch bei etwas älteren Embryonen beobachtet (vgl. Fig. 8 und 16), die noch keinen eigentlichen Glomerulus entwickelt haben, und bei welchen die Leibeshöhle dorsal eine starke Verbreiterung erfahren hat, so daß es zur Ausbildung eines dorsalen epithelialen Coelomblattes kommt, welches Splanchnopleura und Somatopleura miteinander verbindet. Stoßen dagegen die beiden Leibeshöhlenblätter dorsal mehr spitzwinklig zusammen (Fig. 9 und 10), so schlägt der größte Durchmesser der Aorta eine mehr ventrale Richtung ein. Der Vergleich der einzelnen Figuren 4—16 in dieser Hinsicht zeigt, daß im letzteren Fall das viscerale Coelomblatt dorsal etwas höher heraufreicht und dann vom Darm abgehoben erscheint, so daß die Aorta auf dem Darm selbst Platz zur Ausbreitung findet, während bei stärkerer dorsaler Verbreiterung des Coeloms die dem Eingeweiderohr dicht anliegende Splanchnopleura weniger hoch heraufreicht und infolge der starken Abknickung in das dorsale Leibeshöhlenepithel, die Aorta mehr in lateraler Richtung abzuweichen zwingt. Die Lage des Gefäßes am Darmrohr selbst bleibt die gleiche.

Die wechselnden Lagebeziehungen der Aorta zum Leibeshöhlenepithel sind zu auffällig, als daß sie stillschweigend übergangen werden könnten. Es ist auch wichtig, darüber ins Reine zu kommen, wegen der sich gleichzeitig mit der Aorta anlegenden Glomerulusgefäße, deren Material derselben Quelle entstammt wie das der Aorta. Dazu ist es zunächst notwendig, etwas vorzugreifen und genau die Stelle des Coelomepithels zu bestimmen, von welcher die Glomerularfalte ihren Ursprung nimmt. Wie bekannt, findet sich in der Literatur allgemein angegeben, daß der Glomerulus der Amphibien als eine Ausstülpung der Splanchnopleura entsteht von der Stelle

aus, wo das viscerele Blatt in das parietale umbiegt. Für *Salamandra atra* und *Axolotl*, wo die Glomerularfalte überhaupt erst in einem Entwicklungsstadium deutlich wird, welches bereits wohl ausgebildete Gefäße zeigt, stimmt diese Angabe in der Tat. Man hat aber hier den Eindruck, als würde das Leibeshöhlenepithel durch die erst ventral, dann mehr nach lateral sich entwickelnden Gefäße mehr passiv in die Höhe gehoben, so daß die Faltenbildung als sekundärer eben durch die reichlichere Gefäßentwicklung bedingter Vorgang erscheint, wenigstens in den allerjüngsten Stadien. Denn daß weiterhin nicht die Gefäße des Glomerulus allein dessen integrierenden Bestandteil darstellen, sondern noch andere z. T. sicher vom Epithel abstammende Elemente an seiner Funktion wesentlich mit beteiligt sind, ist durch die sorgfältigen Ausführungen H. Rabl's (1904) sichergestellt worden. Auch habe ich mich durch die Durchsicht einiger Serien von *Salamandra maculata* aus älteren Stadien selbst davon überzeugen können.

Für *Rana temporaria* liegen die Dinge etwas anders. Hier tritt die Glomerularfalte schon viel früher in Erscheinung. Fig. 2 zeigt einen Querschnitt durch die Mitte der Vorniere eines 3,3 mm langem Embryos, dessen Entwicklungsstadium zwischen dem des Embryo von Fig. 1 und von Fig. 4—6 liegt. Die Aorta selbst ist auch hier noch fast ausschließlich durch lockeres Zellmaterial vertreten, das sich wie bei der jüngeren und älteren Larve noch unter die Splanchnopleura hinein am Darm entlang schiebt. Auf der rechten Seite ist die kaudale Wand des zweiten Trichters getroffen, auf der linken geht der Schnitt zwischen zweitem und drittem Trichter hindurch, doch näher dem zweiten. Der Fortschritt in der Entwicklung gegenüber dem Embryo von Fig. 1 liegt nun darin, daß sich auf der rechten Seite bereits die Erhebung der Splanchnopleura zu einer Falte bemerkbar macht, die sich allerdings noch sehr seicht gegen die Mündung des Nephrostoms zu vorschiebt; die Basis der Falte im Verhältnis zur Höhe ist noch sehr breit. Ihre Ausdehnung in der Längsrichtung des Embryo erstreckte sich nur über 4 Schnitte, also ca. 40 μ ; der der Fig. 2 zugrunde liegende Schnitt ist der zweite, der zugleich die höchste Erhebung der Falte bezeichnet. In der Falte selbst ist der Anschnitt einer Zelle getroffen, die auf dem nächsten Schnitt noch zu sehen ist; auf dem ersten und letzten Schnitt war die Falte leer. In der ganzen übrigen Vornierenregion lag die Splanchnopleura dem

Darm glatt auf. Auf der linken Seite des Embryo war überhaupt noch keine Spur einer Falte nachzuweisen.

Der nächste Embryo (Fig. 4—5), von welchem oben bereits die Rede war, zeigt sich auch in bezug auf die Bildung der Glomerularfalte etwas weiter entwickelt. Zwar bemerkt man von einer Veränderung der Struktur des Coelomepithels nichts, weder rechts noch links. Die Zellen der Splanchnopleura sind hochzylindrisch, die der Somatopleura fast platt; die des Daches nehmen ungefähr eine Mittelstellung zwischen beiden ein, sie sind dicht mit mittelgroßen Dotterplättchen erfüllt, die jede Struktureigenheit der Zellen verdecken. Etwas mag vielleicht an den Zellen des Daches noch auffallen; sie liegen nicht einfach nebeneinander, sondern sind ineinander verkeilt, als ob von beiden Seiten her ein Druck auf sie ausgeübt würde. Auf Fig. 4 macht sich an der Leibeshöhle der rechten Seite ¹⁾ bereits eine kleine Vorbuchtung der Wand in das Coelom geltend, die bedingt wird durch eine einzelne scheinbar aus dem Verband der übrigen hinausgedrängte Zelle, die der freien Oberfläche der Splanchnopleura aufliegt unmittelbar ventral von der Stelle, wo dieselbe zur dorsalen Decke umbiegt. Der nächste Schnitt (Fig. 5) lehrt dann, daß es sich tatsächlich schon um eine kleine sehr schmale und niedrige Falte handelt. Diese erstreckt sich noch auf weitere sechs Schnitte, ist am stärksten ausgeprägt auf dem 3. Schnitt (Fig. 6), wo sie fast die gegenüberliegende Seite des Coeloms berührt und nimmt dann allmählich wieder ab. Die Stelle der stärksten Vorwölbung liegt auch hier wieder dem zweiten Nephrostom gegenüber (Fig. 6).

Auf der linken Seite ist bei diesem Embryo jetzt ebenfalls eine noch seichte Falte aufgetreten (Fig. 6), die sich aber nur über 4 Schnitte erstreckt und insofern besonders auffällt, als sie nicht von der eigentlichen Splanchnopleura ausgeht, sondern schon dem dorsalen Umschlagsrande anzugehören scheint. Beide Falten, sowohl die auf der rechten, als auf der linken Seite sind nicht leer, doch gehe ich auf den Inhalt hier nicht weiter ein, da ich später nochmals darauf zurückkommen muß.

Bei einem 4,0 mm langen später noch ausführlich zu beschreibenden Embryo hat sich die Falte zwar nicht merklich vertieft, aber bedeutend an Längenausdehnung gewonnen. Auf Fig. 8, welche rechts die kaudale Wand des ersten Nephrostoms trifft, ist sie noch nicht zu

¹⁾ Der Embryo wurde vom Schwanzende aus geschnitten.

sehen, ebensowenig auf Fig. 9, die rechts zwischen dem ersten und zweiten Trichter hindurch, links vor dem ersten vorbeigeht. Fig. 10 zeigt rechts den Anschnitt des zweiten Trichters, links ist der erste voll getroffen. Rechts macht sich bereits eine Einengung des oberen Teils der Leibeshöhle bemerkbar, ohne daß eine eigentliche Faltenbildung zum Ausdruck kommt, aber auf Fig. 11, welche die Region unmittelbar hinter dem zweiten Trichter darstellt, ist die Falte rechts bereits vorhanden, während sie links (zwischen dem ersten und zweiten Trichter) noch kaum angedeutet erscheint. Auf Fig. 12, die den nächsten Schnitt bringt, tritt sie hier zum erstenmal auf, also kurz vor dem zweiten Nephrostom. Auf Fig. 13, 14 und 15 ist sie beiderseits deutlich vorhanden (die Lage der Figuren ist an der Rekonstruktionsfigur, Textfigur 2, bezeichnet); auf Fig. 16 ist sie noch angedeutet und auf den zwei nächstfolgenden Schnitten noch vor dem dritten Nephrostom verschwindet sie ganz. Sie erstreckt sich jetzt gerade von dem zweiten zum dritten Nephrostom, also genau über ein Segment. An dieser Stelle, die also seinem ersten Auftreten entspricht, bleibt der Glomerulus dauernd mit dem Mutterboden verbunden, während sein kraniales und kaudales Ende sich späterhin abknüpfen und frei in die Leibeshöhle hängen.

Die Elemente, welche die Falte bilden, sind nicht hohe und schmale Zylinderzellen, wie sie die Splanchnopleura aufweist, sondern mehr kugelige Gebilde, deren Zellgrenzen infolge etwas stärkerer Pigmentierung sich meist leicht erkennen lassen. Ob diese Rückkehr zur Kugelform nur durch veränderte Druck- und Spannungsverhältnisse verursacht wird oder darin der Ausdruck einer besonderen Differenzierung liegt, kann ich nicht feststellen. Jedenfalls verhüllen die reichlich eingelagerten Dotterplättchen jegliche Struktur und auch an den Kernen läßt sich weder in Form noch in Größe und Färbung etwas Besonderes wahrnehmen.

Es muß nun noch die Stelle lokalisiert werden, an welcher bei diesem älteren Embryo die Glomerularfalte auftritt. Betrachtet man die rechte Seite des Embryo auf Fig. 10—14, so muß man auch hier wiederum zugeben, daß wie bei Fig. 6 (linke Seite) die Ausstülpung nicht an der eigentlichen Splanchnopleura selbst erfolgt, sondern an einer mehr dorsal gelegenen dem Epithel des Coelomdaches zugehörigen Stelle. Fig. 15 (zwei Schnitte weiter kaudal als Fig. 14) zeigt die Falte am Umschlagsrande selbst und abermals 4 Schnitte weiter kaudal (Fig. 16) findet sie sich noch etwas weiter ventral-

wärts verschoben, so daß sie nunmehr vom visceralen Blatt gebildet wird. Es liegt demnach die Glomerularfalte mit ihrer Längsachse nicht auf gleicher Höhe sondern erscheint kaudalwärts in dorsoventraler Richtung abgelenkt. Auf der linken Seite gehört die Falte in ihrer ganzen Ausdehnung der Splanchnopleura an, wie aus Fig. 11 bis 16 klar hervorgeht, doch ist hier zu bemerken, daß sie in ihrer Entwicklung noch nicht so weit fortgeschritten war wie diejenige der rechten Seite.

Es liegt nahe, nach einer Erklärung für dieses Verhalten zu suchen. Berücksichtigt man ein noch etwas älteres Entwicklungsstadium, wie es der Embryo zeigt, dem Fig. 19—21 entnommen sind, so läßt sich an demselben die dorsoventrale Verschiebung der Falte noch deutlicher zeigen. In Fig. 19 und 20 finden wir sie vom Coelomdach ausgehend, in Fig. 21 ist ihre Zugehörigkeit zur Splanchnopleura offensichtlich. Zunächst ergibt sich also, daß die Verschiebung der Falte mit dem Wachstum des Embryo zusammenhängt, jedoch glaube ich sie nicht auf eine Weise erklären zu müssen, die eine tatsächliche Umlagerung der ersten Anlage des Glomerulus zur Folge hätte; sondern es wird durch die Ausdehnung des freien Hohlraums des Coeloms der Abschnitt der Splanchnopleura, von welchem die primitive Falte sich erhob, mit in das Epithel einbezogen, welches die dorsale Bedeckung der Leibeshöhle bildet. Außerdem bleibt zu bedenken, daß gleichzeitig mit den eben genannten Entwicklungsvorgängen ein Abrücken des Darmrohres von der Chorda statt hat, wodurch der Zwischenraum zwischen beiden vergrößert wird. Damit ist dann erst für die Aorta die Möglichkeit gegeben, sich zu einem weiten unpaaren dorsalen Darmgefäß zu entwickeln.

Zusammenfassend läßt sich über das erste Auftreten der Glomerularfalte bei dem anuren Amphibium *Rana* sagen, daß dieselbe schon sehr frühzeitig in Erscheinung tritt, noch ehe es zur Bildung von Glomerulargefäßen gekommen ist. Sie wird also nicht durch passives Emporschieben des visceralen Coelomblattes bedingt, sondern stellt eine aktive Bildung der Splanchnopleura dar. Die Erhebung erfolgt zunächst in Form einer seichten Falte der Splanchnopleura unmittelbar ventral von ihrem dorsalen Umschlagsrande ungefähr gegenüber der Einmündung des zweiten Vornierentrichters, von hier aus breitet sie sich langsam fortschreitend in kranialer und namentlich kaudaler Richtung weiter aus. Zugleich erfolgt am kranialen Ende, verursacht durch die Ausdehnung der Leibeshöhle und das

Abrücken des Eingeweiderohres von der Chorda, eine Verschiebung der Glomerularfalte in dorsaler Richtung, so daß dieselbe nunmehr nicht von der Splanchnopleura, sondern vom Dach der Leibeshöhle auszugehen scheint.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu dem vorher beschriebenen Embryo zurück. Die Entstehung, Ausdehnung und Lage seiner Aorten ist bereits besprochen an der Hand der Textfiguren 1 a und b; es bleiben nur noch ein paar Worte über die Beziehungen der Aorta zum Coelom, sowie über die Entstehung der Vornierengefäße zu sagen übrig. Was den ersteren Punkt anbelangt, so glaube ich, daß die starke Verbreiterung der Aorta in lateraler Richtung, wie sie in Fig. 4 und 5 und in Fig. 16 zutage tritt und wie ich sie noch bei mehreren untersuchten, aber nicht weiter erwähnten Schnitterserien beobachten konnte, im wesentlichen von der Form und Ausdehnung der Leibeshöhle abhängig, für die weitere Entwicklung der von ihr abgehenden Aeste aber nicht von Bedeutung ist, so auffällig auch der Befund beim ersten Anblick erscheint. Auch zu der Entstehung der Cardinalvenen steht er in keiner Beziehung. Dagegen muß ein anderer Umstand noch betrachtet werden. Man findet nämlich auf der linken Seite ¹⁾ der Fig. 4 dem ventralen Umfang der Aorta anliegend eine Zelle, die offenbar schon der Aortenwand selbst angehört, denn auf dem nächsten Schnitt (Fig. 5) hat sich an eben dieser Stelle das Aortenlumen zu einem ventral unter die Splanchnopleura hineinreichenden Fortsatz ausgezogen. Derselbe ist auch auf dem nächsten Schnitt noch zu erkennen, aber lange nicht mehr so deutlich; die beiden nun folgenden Schnitte bringen an Stelle der Aorta ein lockeres reichliches Mesenchymmaterial und der 4. endlich, der in Fig. 6 abgebildet ist, zeigt wiederum die Anordnung der Mesenchymzellen zu einem Gefäß, dessen Volumen aber jetzt viel kleiner ist als vorher. Die Lage dieses neuen Gefäßes ist dieselbe wie früher, nur die ventrale Ausbuchtung fehlt. An Stelle derselben findet sich eine sternförmige Mesenchymzelle. Dagegen ist am dorsalen Umschlagsrand der Splanchnopleura die Glomerularfalte aufgetreten, in welche sich das neugebildete Gefäß zusammen mit 2 weiteren Mesenchymzellen einschmiegt.

Auf der rechten Seite ist in Fig. 4 und 5 die Aorta ebenfalls sehr weit, doch wird eine ventrale Ausbuchtung nicht deutlich. Auf Fig. 6

¹⁾ Der Embryo wurde vom Schwanzende aus geschnitten.

ist der latero-dorsale Teil des Gefäßes nicht mehr vorhanden, dafür legt sich der ventromediale jetzt ebenfalls in die gut ausgeprägte Glomerularfalte hinein, nachdem in derselben auf dem vorhergehenden Schnitt schon eine freie Zelle wahrzunehmen war. Dorsal schließen sich weitere Mesenchymzellen an. Verfolgt man die Serie weiter in kaudaler Richtung, so findet man überhaupt kein Gefäßrohr mehr sondern nur lockeres Mesenchymmaterial und selbst dieses verschwindet in der kaudalen Rumpfhälfte allmählich ganz.

Daß hier die Aorta kein einheitliches Gefäß darstellt, sondern schon in Beziehung steht zur Vorniere, liegt auf der Hand; es fragt sich nur, welcher Abschnitt der Aorta sich zu Glomerulargefäßen entwickelt. Zunächst ist man verleitet, den lateralen sich auf das Dach der Leibeshöhle aufliegenden Zipfel dafür anzusehen, doch sprechen die Befunde an älteren Stadien entschieden dagegen. Auch der Verlauf der Aorta an Schnitten wie auf den Fig. 9 und 10, wo der enge sich dorsal hoch emporschiebende Hohlraum des Coeloms die seitliche Ausdehnung hindert, gibt zu Bedenken Anlaß, wenngleich eine kontinuierliche Verbreiterung für die Anlage von Vornierengefäßen kein absolutes Erfordernis wäre; aber es müßten dann wenigstens die hintereinander gelegenen Aussackungen eine gewisse Regelmäßigkeit und Ordnung erkennen lassen, selbst wenn man von einer segmentalen Anlage absieht. Dies ist aber nicht der Fall.

Etwas anders steht es mit der ventralen Ausbuchtung, die auf der linken Seite in Fig. 5 so ausgesprochen ist, wie ich sie sonst nirgends gefunden habe. Zweifellos hat diese Ausbuchtung das Bestreben, gegen die Glomerularfalte vor und in dieselbe einzudringen; dies ist aus Fig. 6 besonders deutlich ersichtlich. Nun bleibt noch zu berücksichtigen, daß auf Fig. 6 auf der rechten Seite der dorsale Abschnitt der Aorta überhaupt nicht vorhanden ist, auf der linken nur ein im Vergleich zu den in Fig. 4 und 5 abgebildeten Schnitten sehr kleines Gefäß, das seiner allgemeinen Lage nach zwar der Aorta entspricht, sich aber auch deutlich in die seichte Glomerularfalte einschmiegt. Handelt es sich nun in diesem Falle um die Aorta selbst oder einen ihr zugehörigen Abschnitt, der später Vornierengefäß wird? Diese Entscheidung ist zunächst unmöglich, weil die bereits vorhandenen endothelialen Röhrenstücke noch zu kurz und zusammenhangslos sind, um über den weiteren Verlauf einen sicheren Schluß zu gestatten und weil andererseits das zwischen ihnen vorhandene Mesenchymmaterial zu dicht gelagert und zu regellos an-

geordnet ist, als daß man getrennte Gefäßbezirke jetzt schon mit Sicherheit auseinanderhalten könnte. Es müßte sich dann wenigstens schon in der Lage der einzelnen Gefäßstücke oder in der Anordnung der Ausbuchtungen eine gewisse Ordnung erkennen lassen. Dies ist jedoch nach Textfigur 1 a und b nicht möglich. Daß es aber zu einer Anlage von Vornierengefäßen zu einer so frühen Zeit, noch ehe die Aorta vorhanden ist, kommen kann, darf nicht ohne weiteres in Abrede gestellt werden; denn man bemerkt auf Fig. 2 auf der linken Seite ein kleines von zwei Zellen umfaßtes Gefäß gerade an der Stelle, welche dem ersten Auftreten der Glomerularfalte entspricht. Es ist nur auf diesem einen Schnitt zu sehen. Trotzdem kann es sich hier kaum um die Aorta handeln, denn 4 Schnitte kranial von dem abgebildeten finden wir es wieder nur um eine Spur in dorsaler Richtung verschoben. Dorsal von ihm sind einige Mesenchymzellen zu sehen, die sich auf dem in kranialer Richtung nächstfolgenden Schnitt (Fig. 3) zu einem zweiten Gefäß gruppiert haben, das an der Stelle der späteren Aorta liegt. Zu beachten ist noch, daß das ventrale, also das Vornierengefäß an der Stelle, wo es zum erstenmal sichtbar wird, gerade gegenüber der Mündung des zweiten Trichters liegt (Fig. 3).

Sowohl bei dem eben erwähnten als bei dem vorher ausführlich besprochenen Embryo ist die Aorta kaudal vom zweiten Nephrostom nur durch lockeres Mesenchym vertreten (Textfigur 1 a und b) und die Leibeshöhle verliert sieben Schnitte kaudal vom dritten Nephrostom ihr Lumen. Gefäße treten dann nicht mehr auf. Der Vornierengang läßt sich kaudal verfolgen bis zu einer erweiterten Stelle des Darmes kurz vor dem After; er mündet aber nicht in die Kloake ein, sondern geht über in einen Zellstrang, der am äußeren oberen Rand der Seitenplatte gelegen ist und mit einigen lockeren Zellen bald endet.

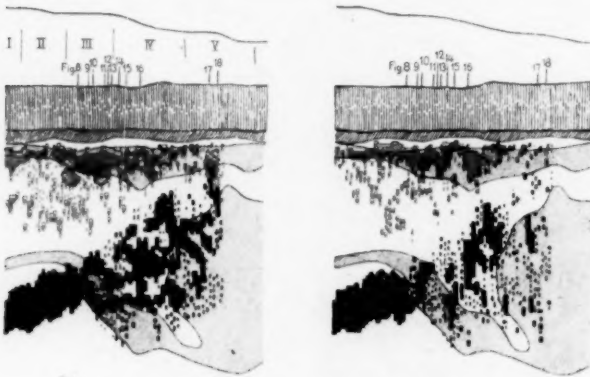
Ein gleich langer Embryo wie der eben beschriebene (3,5 mm) unterscheidet sich von ihm nur dadurch, daß die Aorta nicht in die kurze Falte der Splanchnopleura selbst hineingeht, aber mit Zellen zusammenhängt, die in der Falte liegen. Es ist wohl denkbar, daß hier noch eine nachträgliche Erweiterung des Aortenlumens zustande kommen kann.

Der nächste Embryo, auf den ich genauer eingehen möchte, ist 4,0 mm lang, wovon fast 2 mm auf den Schwanz entfallen (Textfigur 2 a und b). Der Kreislauf ist noch nicht im Gang, das Herz

Textfigur 2.

a) Rechte Seite.

b) Linke Seite.



Rana temp. (57). Graphische Rekonstruktion der Gefäße und Gefäßzellen, kaudal vom Herzen. Schwarz = Dottervene; Rot = Aortengebiet.
1 : 100 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

jedoch schon zum Endothelrohr umgebildet und sogar etwas nach rechts gekrümmt. Dagegen zeigen sich namentlich auf der linken Seite die Dottergefäße (schwarz) weniger gut ausgebildet als bei dem jüngeren Embryo (vgl. Textfigur 1 a und b). Im Herzen selbst finden sich vereinzelte runde, stark dotterhaltige Zellen, die aber meist mit der Endothelwand zusammenhängen. Die Bogenarterien sind zum Teil gut ausgebildet und leicht zu sehen, doch noch streckenweise unterbrochen. Wo sich der weite Mundhöhlendarm zum Oesophagus verengt in der Gegend der späteren Lungenanlage liegen zwischen dem Darm und dem hochzylindrischen Blatt der Splanchnopleura freie Mesenchymzellen, die kranial mit dem Kiemenbogenmesenchym in Verbindung stehen (Fig. 7 m). Sie finden sich außerdem auf der der Textfigur 2 zugrunde liegenden Rekonstruktion eingezeichnet. Dorsal reichen sie bis zur Aorta herauf, während sie ventral von der Herzdottergefäßanlage deutlich getrennt bleiben.

Was die Aorta selbst betrifft, so geht aus der Rekonstruktion ohne weiteres hervor, daß sie noch nicht vollständig durchgängig, sondern streckenweise unterbrochen erscheint, namentlich auf der linken Seite. Die endothelialen Röhrenstücke nehmen im kaudalen nicht mehr rekonstruierten Teil immer mehr an Zahl und Länge ab

bereits eine Tendenz zur Verschmelzung bemerkbar, die im Vornierengebiet selbst an zwei Schnitten schon manifest wird, wie aus der Rekonstruktion klar hervorgeht. An diesen Stellen ist dann die Aorta sehr breit um die dorsale Darmwand gekrümmt mit einer leichten Eindellung in der Mitte, so daß ihre Entstehung aus zwei parallelen Gefäßen noch lange kenntlich bleibt (Fig. 11). An anderen Stellen wird die Verbindung zwischen beiden Aorten, bzw. ihren Anlagen durch freie Zellen vermittelt (Fig. 8, 12, 16, 17, 18). Die bei dem jüngeren Embryo so ausgesprochene Verbreiterung der Aorta in lateraler Richtung tritt hier nicht mehr so auffällig zutage, wenigstens im vorderen Abschnitt des Vornierengebietes, wo sich die Beziehungen der Aorta zum Coelom infolge des Auftretens der Glomerularfalte bereits geändert haben. Form und Ausdehnung der letzteren ist bereits früher besprochen worden; von größerem Interesse und ebenso wichtig als ihre Form ist ihr Inhalt. Derselbe kann aus den graphischen Rekonstruktionen nicht erschlossen werden, dazu dient eine Reihe von Querschnittsbildern, deren Lage auf Textfigur 2 angegeben ist. Fig. 8, die rechts durch das erste Nephrostom geht, zeigt eine paarige Aorta, die rechts das Coelomdach berührt, links noch durch einen Zwischenraum davon getrennt ist. Beiderseits hängt ihre Wand mit dem Mesenchym der Umgebung zusammen. Fig. 9, drei Schnitte weiter kaudal, bringt links den Anschnitt des vordersten Vornierentrichters; die Aorta zeigt sich insofern verändert, als ihre beiden Wurzeln noch weiter auseinandergerückt sind und sich am Darm entlang in mediolateraler Richtung ausgedehnt haben, so daß nunmehr die laterale Wand z. T. von der Splanchnopleura bedeckt erscheint. Ventral steht das Endothel der Aorta in kontinuierlichem Zusammenhang mit den unter dem visceralen Coelomblatt gelegenen freien Zellen. Der nächste Schnitt, Fig. 10, zeigt dies Verhalten noch deutlicher, jedoch kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, ob die ventral sich anschließenden lockeren Zellen noch dem Glomerulusgebiet zugehören. Auf Fig. 11, 3 Schnitte weiter kaudal, tritt rechts die Glomerularfalte auf, sie ist ausgefüllt durch die weite jetzt unpaare Aorta, die ventral wiederum mit lockeren Zellen zusammenhängt, deren Zahl ziemlich groß ist. Sie liegen zwar nicht mehr in der Falte selbst; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sie bei der Vertiefung derselben im weiteren Verlauf der Entwicklung noch mit in sie einbezogen werden können; sie würden sodann die Grundlage des den fertigen Glomerulus ausfüllenden Gewebes bilden. Diese Annahme

ist um so mehr berechtigt, als es zwischen Glomerulusgebiet und dem ventralen Darmgefäßsystem zunächst nicht zu einer weiteren Anlage von Gefäßen kommt. Auf Fig. 12, nur einen Schnitt weiter kaudal, ist die Aorta wieder paarig geworden; sie erstreckt sich beiderseits noch in die Glomerularfalte hinein, am ventralen Umfang von Mesenchymzellen begleitet. Diese treten auf dem nächsten Schnitt, Fig. 13, auf der rechten Seite und auch am dorsalen Umfang in der Falte selbst auf; auf der linken Seite erscheint sie sehr lang ausgezogen und in der Mitte wie zusammengedrückt, so daß man bei oberflächlicher Betrachtung zwei übereinanderliegende Gefäße vor sich zu haben glaubt. Der nächste Schnitt zeigt noch das gleiche Bild, während der übernächste (Fig. 14) nur mehr eine ganz undeutliche Aorta erkennen läßt, die flache Glomerularfalte aber von Mesenchymzellen ausgefüllt zeigt. Auf der rechten Seite (Fig. 14) sieht man eine Wandzelle der Aorta in Karyokinese gerade an dem in der Glomerulusfalte steckenden Zipfel, ein Beweis dafür, daß an dieser Stelle der Wand ein Wachstum stattfindet. Noch merkwürdiger sind die beiden folgenden Schnitte; auf dem ersten buchtet sich eine Zelle von der Mitte der lateralen Wand aus gegen das Lumen vor, welche auf dem zweiten Schnitt (Fig. 15) die Aorta deutlich in zwei Gefäße trennt: einen mehr dorsal gelegenen und einen ventralen in der Mitte der Falte steckenden Schenkel. Hier ist es also tatsächlich zu einer Zweiteilung des Gefäßes gekommen, die in Fig. 13 auf der linken Seite zwar angedeutet, aber nicht verwirklicht worden ist. Nach weiteren zwei Schnitten ist diese Trennung wieder verschwunden; die Aorta wird nunmehr sehr klein, bleibt aber ventral mit einer größeren Zahl lockerer Zellen verbunden. Nur noch einmal konnte ich neben der Aorta ein derartiges kleineres Gefäß feststellen (Fig. 16), vier Schnitte kaudal von dem vorigen; es läßt sich jedoch kranial nicht in die Aorta zurückverfolgen, sondern höchstens auf die ihr anliegenden Zellen beziehen und ist auf dem nachfolgenden Schnitt ebenso wie die Aorta selbst zu einer Masse lockeren Mesenchyms aufgelöst. Zu beachten bleibt die Lage dieses Gefäßstückchens ventromedial von der Aorta. Können wir in demselben wirklich den Vorläufer eines Vornierengefäßes erblicken, so wäre es ein Beweis dafür, daß letztere sich als echte Darmgefäße anlegen in Zusammenhang mit medio-ventralen Ausbuchtungen der Aorta, daß sie hingegen nichts zu tun haben mit der früher beschriebenen lateralen Verbreiterung der Aorta, die sich ja gerade an dem in

Fig. 16 abgebildeten Schnitt, der beide Gefäße trifft, wiederum äußert,

Faßt man nun die Beschreibung der einzelnen Schnitte zusammen, indem man das Resultat daraus zieht, so läßt sich sagen, daß in die von der Splanchnopleura sich erhebende Falte, welche die Grundlage des Glomerulus bildet, die Aorta durch Verbreiterung ihres Querdurchmessers sich einlegt zusammen mit einem Zellmaterial, welches z. T. dem gleichen Orte wie sie selbst, z. T. wahrscheinlich direkt aus der Splanchnopleura stammt. Die Verbreiterung der Aorta erfolgt nicht in Form mehr oder weniger regelmäßiger Ausbuckungen, entsprechend bestimmten Gebieten, etwa einzelnen Segmenten der Vorniere, sondern ist zunächst eine fast kontinuierliche, und erstreckt sich beiderseits von ungefähr der Mitte zwischen erstem und zweitem bis wiederum zur Mitte zwischen zweitem und drittem Nephrostom. An zwei Stellen (Fig. 13 und Fig. 15) macht sich die Ablösung eines ventralen Abschnittes der Aorta zu einem besonderen Gefäß bemerkbar, doch ist dieselbe so geringgradig, daß keine Schlüsse daraus gezogen werden können. Andererseits muß auch an die selbständige Entstehung eines ventral von der Aorta liegenden kleinen Gefäßes gedacht werden, entsprechend der Fig. 16, das sein Wandmaterial aus dem der Aorta anliegenden Mesenchym bezieht.

Mit den Darmgefäßen liegt eine Verbindung zunächst nicht vor. Sowohl die Rekonstruktion von Textfigur 1 wie von Textfigur 2 zeigt, daß eine deutliche Trennung besteht zwischen dem Vornierengebiet der Aorta und dem Gebiet der aus dem Sinus venosus austretenden Darmvenen. Beim Embryo der Textfigur 1, wo doch bereits eine Anlage des Glomerulus sich fand, ist die Selbständigkeit beider Gebiete besonders deutlich, erst am kaudalen Ende der Vorniere berühren sie sich und sind von da an nicht immer deutlich zu scheiden. In Textfigur 2 reichen die lockeren zwischen Splanchnopleura und Darm liegenden Zellen weiter ventral und damit wird das zellfreie Gebiet zwischen Aortenanlage und dem dorsalen Rand des Dottergefäßnetzes bedeutend verschmälert. Trotzdem bleibt die Grenze deutlich, denn die in der dorsalen Hälfte des Darmumfangs sich findenden Zellen hängen wohl untereinander und mit der Aorta bzw. ihrer Anlage zusammen, niemals aber mit der Anlage der Dottervenen. Die erste Berührung beider Gebiete kommt wie beim Embryo (Textfigur 1) erst wieder am kaudalen Ende des Vor-

nierengebietes zustande. Auf der rechten Seite ist es hier sogar schon zur Bildung eines Darmgefäßes gekommen, welches mit der Aorta anastomosiert (Fig. 17 und 18).

Daraus läßt sich für die Entwicklung der Vornierengefäße schließen, daß ihr Material nicht identisch ist mit demjenigen der Dottergefäße, die in dieser Region des Rumpfes eine mehr ventrale Lage am Darm einnehmen und erst gegen das kaudale Ende der Vorniere zu dorsal in die Höhe rücken. Es ist also das Vornierengefäß seiner Entstehung nach durchaus selbständig wenigstens in bezug auf den ventralen Anteil des Dottergefäßsystems. Ich möchte dies hier betonen, da sich später die Lage der Dottervenen weitgehend verschiebt. Inwieweit allerdings eine Selbständigkeit der Vornierengefäße gegenüber der Aorta gewahrt bleibt, wenigstens für einen bestimmten Abschnitt dieses Gefäßgebietes, läßt sich aus den vorliegenden Stadien nicht ermitteln; die Entscheidung hierüber muß von der Untersuchung älterer Stadien abhängen.

Für dieses Entwicklungsstadium ist noch nachzutragen, daß die Glomerularfalte nicht gleichmäßig hoch ist, sondern an zwei Stellen, nämlich in der Mitte zwischen zweitem und dritten Trichter und unmittelbar vor dem dritten eine Verflachung erfährt. Vielleicht liegt darin eine Ursache dafür, daß es bis jetzt noch nicht zu einer kontinuierlichen Anlage von Gefäßen oder Ansammlungen von Gefäßzellen in der Falte kommen konnte. Die Möglichkeit dazu ist ja gegeben, da in dem Raum zwischen Ursegment und Seitenplatte eines teils, Aorta und Vornierenkanälchen andererseits schon reichlich freie Mesenchymzellen vorhanden sind.

Drei weitere Embryonen mit 4,0 und 4,2 mm Länge zeigen nichts Neues; nur die Cardinalvenen im Vornierengebiet waren bei dem einen schon etwas weiter entwickelt.

b) 2. Herausbildung der Glomerulargefäße.

Ihre Verbindung mit Aorta und Dottergefäßnetz.

Einen Fortschritt in der Entwicklung bringt erst wieder ein Embryo von 4,5 mm Länge. Hier sind die Aorten im Vornierengebiet bereits völlig durchgängig; erst kaudal davon finden sich noch einige Unterbrechungen. Der Vornierengang hat die Kloake erreicht.

Der erste Vornierentrichter liegt unmittelbar hinter dem bereits ausgebildeten, aber noch engen und leeren Ductus Cuvieri. Ich be-

schreibe zunächst die rechte Seite. Der freie Coelomraum hat die Gestalt eines Dreiecks, mit der Basis nach oben. Dieser liegt die Aorta auf, die wie früher mit unter der Splanchnopleura gelegenen freien Zellen zusammenhängt. Die nächsten vier Schnitte zeigen keine Veränderung. Auf dem fünften geht von der Aorta aus eine kleine Ausbuchtung in ventraler Richtung unter die Splanchnopleura hinein, an der auf dem nächsten Schnitt auftretenden Falte vorbei (vgl. Fig. 19), die letztere scheint hier mehr von der dorsalen Leibeshöhle auszugehen als von der Splanchnopleura selbst. Der nächste Schnitt zeigt die Aortenausbuchtung verschwunden; die Falte besteht weiter. Auf den folgenden Schnitten wird die Falte tiefer und verschiebt sich mehr gegen den Umschlagsrand der Splanchnopleura zu; die sehr weite dünnwandige Aorta legt sich voll in sie ein. Merkwürdig ist eine an dieser Stelle der Aortenwand aufsitzende sehr große runde Zelle, die sich über drei Schnitte verfolgen läßt (Fig. 20) und vielleicht eine spezifische Glomeruluszelle vorstellt, wie sie in älteren Stadien schon häufiger beschrieben sind (Field, Rabl, Filatow, Mientens). Eine ähnliche fand sich auch auf der linken Seite. Vier Schnitte weit bleibt das Bild das gleiche, dann beginnen sich von der ventralen Seite her neben der Aorta Mesenchymzellen in die Falte einzuschieben und noch einen Schnitt weiter wird eine Zweiteilung der Aorta angestrebt in einen dorsalen Ast, der den einen Schenkel der breiten unpaaren Aorta bildet und einen unmittelbar ventral davon gelegenen Ast, dessen Wandzellen noch nicht so dünn ausgezogen sind, also noch mehr primitiven Mesenchymzellen gleichen. Der nächste Schnitt (Fig. 21) zeigt das ventrale Gefäß sehr deutlich, das noch über weitere sechs Schnitte zu verfolgen ist; dann löst es sich in eine Mesenchymzellengruppe auf, welche die bereits niedriger gewordene Falte ausfüllt. Diese Stelle liegt dem dritten Nephrostom gegenüber und unmittelbar kaudal von ihm verschwinden Falte und Mesenchymzellen.

Auf der linken Seite ist das Bild insofern verändert, als das Gefäß in der Glomerulusfalte zwar länger, aber mehrfach unterbrochen erscheint. Es geht von der Aorta ab in der Mitte zwischen erstem und zweitem Trichter, etwas weiter vorn als rechts und läßt sich über fünf Schnitte verfolgen. Gegenüber dem zweiten Trichter tritt es von neuem auf, aber diesmal nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Aorta sondern nur durch Mesenchymzellen mit ihr verknüpft. Diesmal ist es auf sechs Schnitten zu sehen, dann wird es

sehr undeutlich und verschmilzt mit der Aorta, ohne daß es mir gelang festzustellen, ob sich sein Lumen in das der Aorta eröffnet. Es mag dies damit zusammenhängen, daß gerade an dieser Stelle auch die Wand der Aorta offenbar noch nicht vollständig ausgebildet war und keine glatte Kontur zeigte. Im Bereich des dritten Trichters, der sieben Schnitte weiter kaudal auftritt, und schon kurz vorher, ist wieder eine große schön ausgebildete Aorta vorhanden, welche das hintere Ende der flachen Glomerulusfalte fast ausfüllt und kurz, ehe die Falte verstreicht, etwas zurückweicht, um ein paar Mesenchymzellen Platz zu lassen.

Waren bei den jüngsten Stadien die weiten Aussackungen der Aorta der am stärksten in die Augen fallende Befund am jungen Glomerulus, so kann man hier schon eher an die selbständige Entstehung eines den Glomerulus in der Längsrichtung durchziehenden Gefäßes denken. Wenigstens ist hier ein streckenweise enges Endothelrohr deutlich, das weder kranial noch kaudal in die Aorta einmündet, also wohl nicht direkt von ihr abhängig ist. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß eine direkte Verbindung vorhanden war und bereits rückgebildet ist, denn ein gewisser Zusammenhang ist durch die Ausläufer der die beiden Gefäße verknüpfenden Mesenchymzellen doch gegeben. Solche Mesenchymzellen begleiten das kleine Glomerulusgefäß mehr oder weniger spärlich in seiner ganzen Länge. Berücksichtigt man die Weite der Aorta im Glomerulusgebiete und namentlich den Umstand, daß sie so tief in die junge Glomerularfalte hineinreicht, so muß man die Möglichkeit, daß es sich bei der Entstehung des Glomerulusgefäßes um eine Abspaltung aus der Aorta handelt, wenigstens in Erwägung ziehen. Die Betrachtung der Fig. 10—15 muß ja den Gedanken nahe legen, als werde die Falte überhaupt erst durch die andrängende Aorta vorgestülpt, wenn nicht ihre selbständige Entstehung bereits durch die Untersuchung noch jüngerer Stadien, die noch keine Aorta besitzen, bewiesen wäre. Der Vorgang wäre dann so zu denken, daß durch Einrollung der Wandzellen das Lumen der Aorta geteilt und die beiden Abschnitte auseinandergedrängt würden, indem sich das eine ventrolaterale Gefäß tiefer in den Glomerulus einlegt, und das andere medioventrale sich mit dem der andern Seite zur definitiven Aorta ausbildet. Es erscheint dies auch zunächst um so wahrscheinlicher, als wie bereits betont keine regelmäßigen periodischen Ausbuchtungen an der Aorta ge-

funden werden können, sondern diese fast durchgehend im ganzen Gebiet gleich breit ist, auch ihrer zelligen Anlage nach.

Ist diese Annahme richtig, so muß sich der Beleg dafür aus den Schnittserien erbringen lassen. Ich habe auch einmal ein entsprechendes Bild gefunden und dasselbe in Fig. 15 abgebildet; da es aber das einzige geblieben ist, möchte ich keine Beweisführung darauf gründen. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß die Ablösung so rasch erfolgt, daß man sie nur selten zu sehen bekommt. Ich habe von jedem Entwicklungsstadium immer eine Reihe von Embryonen durchsucht und nur zur Beschreibung die markanteste Serie herausgegriffen; ich glaube daher kaum, daß mir ähnliche Bilder wie Fig. 15 entgangen wären, besonders da ich gerade nach solchen suchte. Für einen Teil des Glomerulusgefäßsystems und zwar zunächst ein die Falte in ihrer Längsrichtung durchziehendes Endothelrohr werden wir daher wohl eine selbständige Entstehung annehmen müssen aus den neben der Aorta in der Falte liegenden Mesenchymzellen. Aber auch die Verbreiterung der Aorta darf nicht als bedeutungslos abgewiesen werden, sondern steht in Zusammenhang mit einem andern Teil der Glomerulusgefäße, nämlich den die Aorta mit dem Längsgefäß verbindenden Quergefäßen. Durch die Verbreiterung der Aorta, die vielleicht nur deshalb anfänglich kontinuierlich ist, weil sich auch die Falte kontinuierlich anlegt, wird die Möglichkeit einer Berührung der Aorta mit dem Längsgefäß gegeben, was dann an einzelnen Stellen den Durchbruch zur Folge hat; an den dazwischen gelegenen Stellen findet dann wieder eine Reduktion des Aortalumens statt. Jedenfalls sind die Verhältnisse hier äußerst kompliziert; die Entwicklung der Vornierengefäße für *Rana* darf nicht nach einem bestimmten Schema abgehandelt werden, sondern es müssen stets verschiedene Wege der Entstehung in Erwägung gezogen werden, so daß die hier in Betracht kommenden Fragen noch nicht als endgültig gelöst anzusehen sind.

Als in den früher beschriebenen Stadien noch nicht vorhandene Erscheinung muß für den letztgeschilderten Embryo noch erwähnt werden, daß beiderseits kaudal vom dritten Trichter nochmals ein ventrales kleines Gefäß von der Aorta abgeht, das sich als solches über zwei Schnitte nachweisen läßt. Hier bildet sich also ein Gefäß als Ast der Aorta aus an einer Stelle, die später noch mit in das Gebiet des Glomerulus einbezogen wird. Und noch etwas weiter kaudal in der Mitte des fünften Rumpfsomiten findet auf der rech-

ten Seite wie bei Embryo (Textfigur 2) (vgl. Fig. 17 und 18) in Form eines engen endothelialen Rohres eine Kommunikation statt zwischen Aorta und dem hier sehr kleinen medial vom primären Harnleiter unter der Splanchnopleura gelegenen dorsalem Randgefäß des Dotternetzes. Alle Gefäße sind selbstverständlich noch leer, da der Kreislauf noch nicht begonnen hat.

Dieses ein Segment weiter rückwärts als das kaudale Vornierenende gelegene Gefäß ist nicht nur die vorderste, sondern auch die früheste Verbindung, welche zwischen der Aorta und den Darmgefäßen auftritt und findet sich anfangs nur auf der rechten Seite. Ich möchte dies mit Rücksicht auf später zu beschreibende Zustände hier ganz besonders hervorheben und vor allem auch, weil von v. Möllendorff zahlreiche Verbindungen zwischen Aorta und Dottergefäßnetz beschrieben wurden, deren Zahl pro Segment 2—3 beträgt und deren Ursprungsweite im Durchschnitt etwa 30 μ mißt. In dem zuletzt beschriebenen Entwicklungsstadium sind zwischen Aorta und Dottergefäßen noch keine Quergefäße vorhanden; auch fehlt noch jegliche Andeutung einer zelligen Anlage solcher Gefäße. Gegen die Schwanzwurzel zu ist die Aorta nur als Mesenchymstrang nachzuweisen und die dorsalen Randvenen des Dottergefäßnetzes noch gar nicht zur Anlage gelangt. Freie Mesenchymzellen unter der Splanchnopleura zwischen Aorta und Blutinsel werden hier vollständig vermißt.

Der nächste in Betracht kommende Embryo mißt 4,9 mm Länge. Bei ihm scheint sich der Kreislauf eben anzubahnen. Aortenwurzeln und Körperaorta sind vollständig durchgängig. Im Herzen und den kranialen Abschnitten der großen Dottervenen finden sich ganz spärliche Blutzellen; kranial vom Vornierengebiet ist die Aorta unpaar geworden. Gleich hinter dem ersten Trichter teilt sie sich wieder in die zwei aus den jüngeren Stadien schon bekannten breiten Aeste, welche bis auf das Coelomdach hinüberreichen. In diesem vordersten Vornierensegment ist ein sehr merkwürdiger Befund zu konstatieren. Es gehen nämlich beiderseits von der Aorta zwei Gefäße weg, die ventral von den Aorten liegen und sich je über zwei Schnitte verfolgen lassen. Das rechte ist kranial mit der zugehörigen Aortenwurzel verbunden, das linke kaudal. Sie erreichen die Splanchnopleura nicht und ich zweifle daher, ob man sie zur Vorniere bzw. zum Glomerulus in Beziehung setzen darf. Auch der fertige Glomerulus erreicht kranial den vordersten Trichter nicht; nur in einem

einzigsten Fall habe ich das Vornierenlängsgefäß kranial über die Falte hinausreichend und im Bereich des ersten Nephrostoms in die Aorta mündend gefunden.

Auch bei diesem Embryo tritt die eigentliche Glomerulusbildung erst wieder mit dem zweiten Trichter in Erscheinung. Hier gehen von der unpaaren Aorta aus zwei Ausbuchtungen ventral unter die Splanchnopleura hinein (Fig. 22 glao I), ohne daß jedoch schon eine deutliche Faltenbildung des visceralen Blattes zu bemerken wäre. Schon auf dem nächsten Schnitt wird rechts ein kleines Gefäß abgeschnürt, das dem ventralsten Zipfel der Aortenausbuchtung entspricht. Links ist die Ausbuchtung breiter, sie erstreckt sich über drei Schnitte und ist daher in Fig. 23, zwei Schnitte weiter kaudal als Fig. 22, noch zu sehen. Dann erfolgt in gleicher Weise wie rechts die Abschnürung des ventralsten Zipfels. Dieses zarte Gefäßchen, das oft sehr deutlich, oft aber nur mit Mühe zu sehen ist, geht in die alsbald auftretende Glomerularfalte hinein, verläuft in derselben parallel der Aorta noch ein paar Schnitte über das dritte Nephrostom hinaus und mündet dann mit breiter Anastomose wieder in die Aorta. Nur an einer Stelle rechts ist es über die kurze Strecke von drei Schnitten unterbrochen. Außer der kranialen und kaudalen Verbindung mit der Aorta kommen noch auf der rechten Seite drei, auf der linken vier weitere Verbindungen vor, so daß wir im ganzen fünf bzw. sechs Verbindungen haben. Davon entfallen die drei vorderen auf das zweite Vornierensegment, die beiden hinteren auf das dritte; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß die vorderste noch oben zum ersten Vornierensegment gehört und nur durch die etwas schräge Schnittrichtung die Zugehörigkeit zum zweiten vorgetäuscht wird; meist liegt das vorderste Quergefäß zwischen erstem und zweitem Vornierensegment, wie die Textfiguren beweisen.

Die Falte des Peritonealepithels reicht kaudal etwas über das Vornierenlängsgefäß hinaus. Dahinter findet sich die auch in jüngeren Stadien schon vorhandene Anastomose von der Aorta zum rechten inneren Randgefäß des Dotternetzes, das jetzt schon weiter dorsal am Darm heraufreicht wie früher. Zwei Schnitte weiter tritt eine ebensolche Verbindung auch auf der linken Seite auf. Dann wird die Aorta dauernd unpaar und schmal, eingezwängt in den engen Raum zwischen Subchorda und Darm.

Fassen wir die Befunde des letzten Stadiums noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich, daß der Glomerulus nunmehr besteht

1. aus der vom dorsalen Umschlagsrand der Splanchnopleura sich erhebenden Falte und
2. aus einem in ihr verlaufenden Längsgefäß, das durch mehrere Quergefäße mit der Aorta in Verbindung steht.

Was die Metamerie dieser letzteren anbelangt, so läßt sich nur sagen, daß je eines gegenüber dem 2. und dem 3. Nephrostom liegt, während kranial das Längsgefäß gar nicht bis zum ersten Nephrostom reicht. Die noch außerdem auftretenden Verbindungen können offenbar innerhalb gewisser Grenzen variieren, wie die verschiedene Zahl der Quergefäße auf beiden Seiten anzeigt. Auch möchte ich hier noch nachtragen, daß die Intervalle zwischen den Quergefäßen, durchaus nicht gleich groß sind, und daß die Quergefäße für die beiden Seiten nicht immer aus der gleichen Stelle der Aorta, manchmal mehr lateral, manchmal mehr ventral entspringen.

Vergleicht man jetzt nach Betrachtung dieses Entwicklungsstadiums den Befund an den Glomerulusgefäßen mit demjenigen bei dem zu Anfang des Kapitels beschriebenen Embryo, so wird man, was das Längsgefäß anbelangt, sich doch wohl für eine sehr frühzeitige aber selbständige Entstehung desselben entscheiden. Denn entstünde dasselbe von den Aussackungen der Aorta aus, die dann nachträglich zum Längsgefäß verschmelzen, so wäre doch zu erwarten, daß diese Quergefäße früher nachzuweisen sind wie das Längsgefäß, so wie dies bei Salamandra tatsächlich der Fall ist. Dem ist jedoch bei Rana im allgemeinen nicht so. Wir haben gefunden, daß das Längsgefäß streckenweise vorhanden ist ohne jegliche Verbindung mit der Aorta, daß es aus einzelnen Stücken entsteht, die erst nachträglich miteinander verschmelzen, ohne daß aber diese Endothelröhrenstücke in engere Beziehung zur Aorta getreten wären. Außerdem sind bei dem eben beschriebenen Embryo die Querverbindungen, vom Längsgefäß zur Aorta zahlreicher als bei dem vorher erwähnten, bei dem freilich das Längsgefäß auch noch nicht in seiner ganzen Länge vorhanden war. Wenn es daher auch schwer, eigentlich unmöglich ist, die Entstehung von Längs- und Quergefäßen zeitlich zu trennen, so muß man immerhin zugeben, daß noch nachträglich Verbindungen zwischen dem bereits vorhandenen Längsgefäß und der Aorta zustande kommen können.

Eine weitere Frage ist die nach der Selbständigkeit der Quergefäße. Stellen letztere lediglich Aussackungen aus der Aorta dar,

die an der Stelle, wo sie das Längsgefäß berühren, mit ihm verschmelzen, oder entstehen sie als eigene Gefäße, die an ihrem dorsalen und ventralen Ende mit den beiden anderen sich vereinigen? Es ist mir nicht gelungen diese Frage zu entscheiden. Das Material für eine selbständige Bildung wäre wohl vorhanden, da die in der Falte selbst sowie in ihrer Nähe liegenden freien Mesenchymzellen zur Bildung des Längsgefäßes nicht vollständig verbraucht werden; ich habe aber niemals ein in querer Richtung am Darm verlaufendes Röhrenstück finden können, das dorsal nicht in die Aorta oder ventral nicht in das Längsgefäß eingemündet wäre. Man erkennt eben die Quergefäße erst dann als solche, wenn sie bereits vorhanden sind. Da außerdem Aorta und Längsgefäß anfänglich so nahe nebeneinander liegen und außerdem ihre Konturen niemals ganz gerade gestreckt sind, sondern mehr oder weniger unregelmäßig wellig verlaufen, so ist es auch kaum möglich, etwaige Ausbuchtungen als Anfangsstücke von Quergefäßen zu deuten, so wie dies zum Beispiel bei Selachiern so deutlich zutage tritt (R ü c k e r t 1917).

Allerdings bleibt bei dieser Auffassung ein Umstand nicht erklärt, nämlich warum in ganz jungen Stadien, wo es eben erst zur Bildung der Glomerularfalte kommt, die Aortenwurzeln so außergewöhnlich breit sind und sich ganz in die Falte einlegen. Daß hierin schon eine gewisse Beziehung zur Vorniere gegeben ist, darf wohl nicht angezweifelt werden; aber wie dieselbe aufgefaßt werden muß, da es sich um eine ganz gleichmäßige Verbreiterung handelt, ist mir nicht klar geworden, sofern man eben hierin nicht nur, wie schon früher erwähnt, eine bloße Annäherung der Aorta an das Längsgefäß sieht, um die Entstehung der Querverbindungen rascher und leichter möglich zu machen. Zu dieser Zeit schon mit einer Funktion des Glomerulus, welche an Stelle der späteren eigenen Gefäße einstweilen die Aorten übernehmen würden, zu rechnen, ist wohl kaum angängig, viel eher ließe sich an phylogenetische Momente denken. Außerdem bleibt noch ein weiterer Punkt zu berücksichtigen. Es werden nämlich bei der weiteren Entwicklung die Gefäße zwischen Aorta und Glomeruluslängsgefäß zum Teil wieder reduziert. Man begreift nicht recht, warum es zur Bildung mehrerer Gefäße kommt, wenn nur wenige benützt werden, sofern man hierin nicht einen Anklang an primitive Verhältnisse findet; doch darf nicht vergessen werden, daß hierin keine Andeutung an eine frühere Ausdehnung über mehrere Segmente vorliegen kann, da die beobachteten Quer-

gefäße sich nur über drei Segmente erstrecken und dem vordersten Vornierensegment nur ein Quergefäß zukommt.

Der nächste 5,0 mm lange Embryo zeigt die Glomerulusfalte der Splanchnopleura in kranialer Richtung etwas weiter ausgedehnt; sie beginnt in der Mitte zwischen 1. und 2. Trichter. Sie zeigt rechts in ihrem vordersten Abschnitt auf zwei Schnitten ein winziges Gefäß, das nach vorn und rückwärts mit lockeren Zellen zusammenhängt und keine Verbindung mit der Aorta besitzt. Sechs Schnitte weiter kaudal beginnt das Glomeruluslängsgefäß, das ohne Unterbrechung bis über das 3. Nephrostom hinaus zu verfolgen ist und sicher durch vier Querzüge mit der Aorta verbunden ist. Zwei weitere, davon der vorderste waren so eng und undeutlich, daß ich sie nicht mit Sicherheit als Gefäß anzusprechen wagte. Links reicht die Falte fast bis zum ersten Trichter nach vorn und zeigt nahezu in ihrer ganzen Ausdehnung ein Längsgefäß. Die Verbindungen zur Aorta sind auch hier so schmal, daß ich über ihre Zahl nichts aussagen möchte; nur die hinterste war breit und erstreckte sich über zwei Schnitte.

Die Aorta selbst ist erst am hinteren Ende des Glomerulus unpaar geworden; gegenüber dem ersten Trichter sind beide Wurzeln noch wie früher sehr weit und reichen lateral bis auf das Dach des Coeloms. Als neuer Aortenast kommt bei diesem Embryo ein von der rechten Aorta in ventraler Richtung zwischen dem zweiten und dritten Nephrostom abgehendes Gefäß, das mit dem rechten Dottergefäßnetz anastomosiert. Außer dieser Verbindung findet sich im fünften Segment das schon früher vorhandene Quergefäßpaar wieder.

Ein 5,2 mm langer Embryo bringt keine bemerkenswerten Veränderungen.

Bei einem 5,5 mm langen Embryo ist der Kreislauf im Gange, wenigstens findet man Blutzellen außer im Herzen und den großen Dottervenen auch schon in der Aorta, den Cardinalvenen und den Ductus Cuvieri.

Die Aorta ist vor dem Vornierengebiet auf eine kurze Strecke (12 Schnitte = 120 μ) unpaar geworden; gegenüber dem ersten Trichter weicht sie wieder in zwei Äste auseinander und bleibt, von einigen kleinen unregelmäßigen Anastomosen abgesehen, paarig bis zum Ende des Glomerulus. Im kranialen Teil der Vorniere, deren erstes Nephrostom sich ganz am hinteren Ende des zweiten Segments befindet, zeigt sie das gleiche Verhalten wie früher: sie liegt

breit dem Coelomdach auf; nach rückwärts zu wird sie bedeutend enger; erst am vorderen Ende des zweiten Vornierensegmentes beginnt die Glomerulusfalte und alsbald tritt in ihr das kleine Gefäß auf, das ganz vorne nicht mit der Aorta zusammenhängt, obwohl die Wurzel des Glomerulus hier noch sehr breit ist und der ventrolateralen Aortenwand direkt aufliegt. Zwischen dem zweiten und dritten Trichter wird die Basis der Glomerulusfalte schmaler und entfernt sich von der Aorta, und damit gewinnt der Glomerulus allmählich seine bekannte Gestalt. Das Längsgefäß ist in seiner ganzen Länge nachweisbar und läßt sich kaudal sogar ein paar Schnitte über die Falte hinaus verfolgen. Es enthält stellenweise schon Blutzellen, ein Zeichen, daß die Gefäße des Glomerulus sich schon frühzeitig an der Zirkulation beteiligen. Da, wo die Falte am stärksten ausgebildet ist, also zwischen dem zweiten und dritten Trichter, macht sich bereits eine Schlängelung des Längsgefäßes bemerkbar. An Verbindungsgefäßen zur Aorta fand ich beiderseits fünf; die vordersten unregelmäßig und klein vor dem zweiten Nephrostom; die beiden nächsten ziemlich weiten Gefäße auf gleicher Höhe gegenüber der Trichtermündung; das dritte Gefäßpaar durch mehrere Schnitte getrennt zwischen dem zweiten und dritten Trichter; das vierte Quergefäß rechts unmittelbar vor, links unmittelbar hinter dem dritten Nephrostom, und die beiden fünften ebenfalls nicht ganz gleichmäßig in der Mitte des fünften Segmentes vor dem hintersten Ende der Falte.

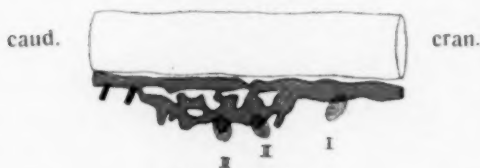
Eine Verbindung zwischen Aorta und Darmgefäßen im Bereich des zweiten Vornierensegmentes war hier nicht vorhanden; dagegen sind die beiden Quergefäße zu den Darmgefäßen kaudal vom Glomerulus sehr deutlich.

Um eine klare Vorstellung von der Gestalt und Verteilung der Glomerulusgefäße zu erhalten, habe ich einen Embryo von annähernd dem gleichen Entwicklungsstadium wie der vorhergehende (5,1 mm Länge) plastisch rekonstruiert und gebe die Gefäße des Vornierengebietes in Textfigur 4 wieder. Die Trichteröffnungen sind durch die grau getönten Ovale angedeutet. Man sieht, daß das Glomeruluslängsgefäß beiderseits den ganzen Glomerulus durchzieht. Links beginnt es blind zwischen erstem und zweitem Trichter; es ist verhältnismäßig weit und zeigt verschiedene Ausbuchtungen. Noch vor dem ersten Verbindungsgefäß zur Aorta teilt es sich in zwei Äste, von welchen der eine am Grund des Glomerulus verläuft, der andere

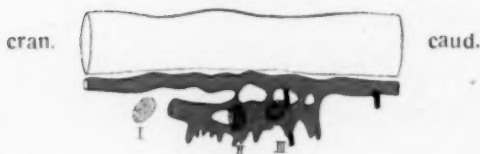
sich mehr dorsalwärts richtet und in das Quergefäß zur Aorta übergeht. Das letztere liegt genau in der Höhe des zweiten Nephrostoms. Dahinter ist das Vornierenlängsgefäß wieder einfach, weit, mit Ausbuchtungen versehen, bis zum nächsten Aortenquergefäß, das der Mündung des dritten Trichters gegenüberliegt, dann wird es eng und verbindet sich in kurzen Abständen noch zweimal mit der Aorta.

Textfigur 4.

a) Rechte Seite.



b) Linke Seite.



Rana temp. (40). Vornierengefäße und Aorta nach einer plastischen Rekonstruktion. 1 : 100 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Rechts ist das Bild etwas anders. Es tritt zwar hier ebenfalls schon eine Zweiteilung im mittleren Abschnitt des Glomeruluslängsgefäßes auf, aber es ist kranial noch ein Zusammenhang mit der Aorta vorhanden. Das zweite Quergefäß liegt gegenüber dem zweiten, das dritte ganz schwache gegenüber dem dritten Trichter; die kaudalste Verbindung entspricht derjenigen auf der linken Seite. Zwischen dem dritten und vierten Gefäß ist eine Ausbuchtung des Längsgefäßes in dorsaler Richtung zu bemerken, der eine ventrale kleine Ausbuchtung der Aorta entspricht. Beide sind wohl als der Rest eines früher vorhandenen, jetzt schon in Rückbildung begriffenen Quergefäßes anzusehen.

b) 3. Rückbildungserscheinungen an den Aorten-Glomerulargefäßen.

Der Vergleich eines 5,5 mm langen Embryo mit einem 5,0 mm langen Embryo lehrt, daß die Reduktion der Aortenäste zum Glome-

culus bereits begonnen hat. Links ist der erste, rechts der vierte verschwunden; es fallen demnach zunächst diejenigen Aeste der Rückbildung anheim, die nicht einem Nephrostom gegenüberliegen. Ehe man aber etwas Bestimmtes hierüber aussagen kann, wird man die Untersuchung älterer Stadien abwarten müssen.

Das Coelomepithel überzieht den ganzen Glomerulus gleichmäßig, es finden sich keine Einschnürungen, welche das Organ in einzelne etwa den Segmenten entsprechende Lappen einteilen, Unregelmäßigkeiten der Falte in jungen Stadien beruhen wohl auf Ungleichmäßigkeiten in der Entwicklung; sie gleichen sich später vollständig aus. Auch im fertigen Zustand ist der Glomerulus nicht gelappt. Zwischen den Glomerulusgefäßen, durch deren Teilung bereits eine Netzbildung eingeleitet wird, und der Aorta sammeln sich Mesenchymzellen an, wodurch der Glomerulus eine Vergrößerung erfährt. Dabei kommt es natürlich auch zur Dehnung des ihn überziehenden Epithels. Dieser Umstand wäre kaum bemerkenswert, wenn nicht anfänglich die Epithelzellen ein besonderes Verhalten zeigten. Sie flachen sich nämlich nicht ab, sondern behalten ihre rundliche Gestalt bei. An der Basis hängen sie mittelst einer außerordentlich feinen Membran, der sie aufsitzen, zusammen und je mehr die Zwischenräume zwischen ihnen vergrößert werden, desto mehr gewinnt der Glomerulus eine feinhöckerige Oberfläche. Auf dem Schnitt machen diese Zellen den Eindruck von an einer Schnur aufgereihter Perlen (Fig. 25 und 26). Dies eigenartige Verhalten legt zunächst den Gedanken nahe, daß die Oberflächenzellen hier nicht bloß eine schützende Abschlußmembran gegen die Leibeshöhle zu bilden, sondern aktiv mit an der Funktion des Glomerulus beteiligt sind; jedoch flachen sie sich mit fortschreitendem Wachstum des Organs doch immer mehr ab, erst an der freien Oberfläche, dann auch an der Wurzel des Glomerulus, bis sie den Charakter der dünnen Peritonealendothelzellen erreicht haben (Fig. 27).

Ein kaum größerer 5,6 mm langer Embryo besitzt rechts 4, links noch 5 Aeste von der Aorta zum Glomerulusgefäß, von welchen die dem 3., 4. und 5. Segment entsprechenden wieder am deutlichsten sind. Außerdem zeigt die rechte Aorta hier kranial einen sehr merkwürdigen Befund. An der Stelle des ersten Trichters zweigt sich von ihr ein kleines Gefäß ab, das ventrolateral von ihr eine kurze Strecke weit unter der Splanchnopleura in kaudaler Richtung verläuft. Gleichzeitig aber wies die sonst sehr kleine Aorta auch eine Ausbuchtung

lateral gegen die Cardinalvene zu auf. Diese letztere war auf dem nächsten Schnitt nicht mehr zu sehen, auch kein von ihr abgeschnürtes Gefäß, dagegen war das ventrale Gefäß noch da. Noch zwei Schnitte weiter kaudal, noch vor dem Beginn des eigentlichen Glomerulus mündete es wieder in die Aorta zurück, die nunmehr sehr weit wurde, entsprechend den früheren Befunden. Offenbar kam es bei diesem Embryo auf der rechten Seite noch zur Anlage eines Glomerulusquergefäßes, das in den Glomerulus selbst nicht mehr einbezogen werden konnte, da dieser sowie sein Längsgefäß kranial nicht so weit vor reicht. Vielleicht ließen sich derartige rudimentäre Anlagen bei der Durchsicht sehr zahlreicher Embryonen vom gleichen Entwicklungsstadium häufiger nachweisen, als ein Beweis dafür, daß ursprünglich auch das erste Vornierensegment mit an der Bildung des Glomerulus beteiligt war. Auch die früher erwähnte Teilung der Aorta in einen dorsalen und ventralen Ast im ersten Vornierensegment würde dafür sprechen.

Bei diesem Embryo war ferner die rechte Verbindung der Aorta mit dem Dottergefäßnetz kaudal vom Glomerulus außerordentlich weit und gut zu sehen, daher ich sie in Fig. 24 abgebildet habe.

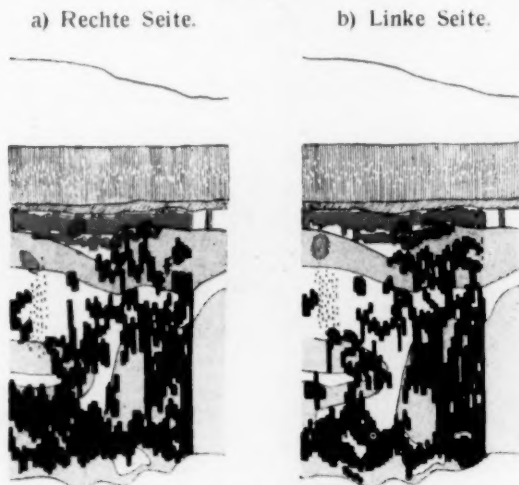
Ein 6,0 mm langer Embryo zeigt keinen besonderen Fortschritt in der Entwicklung; ich fand hier namentlich im zweiten Vornierensegment das Längsgefäß nicht durchaus durchgängig und die Gefäße fast völlig leer; doch kann die Unterbrechung des Gefäßes auch nur eine scheinbare gewesen sein, verursacht dadurch, daß dasselbe kollabiert und als Gefäß nicht mehr kenntlich war. Die Zahl der Querverbindungen von der Aorta her betrug rechts 5, links 4; diesmal waren die beiden am weitesten kranial gelegenen besonders deutlich, während die zweiten, dem zweiten Trichter entsprechend, nur ganz klein erschienen. Die kaudale Hälfte des Glomerulus dagegen war gut entwickelt. Die Glomerulusfalte füllt die enge Leibeshöhle fast vollständig aus, wie aus Fig. 25 ersichtlich ist. Der Schnitt geht rechts durch die Mitte des dritten Nephrostoms, links ist das kaudale Ende desselben gerade noch angeschnitten. In der Falte selbst ist das hier sehr weite Längsgefäß (Fig. 25 glg) zu sehen. Ich möchte noch besonders die Aufmerksamkeit auf seine eigene Endothelwand lenken; es stellt also ein echtes Gefäß dar, nicht nur, wie Filatow für *Rana arvalis*, *Rana esculenta* und *Bufo* angibt, einen wandungslosen Sinus. Links ist das vierte Quergefäß getroffen, es ist sehr eng und nur auf diesem einen Schnitt zu sehen; daher scheint es

verständlich, daß derartig feine Gefäße leicht übersehen werden können.

Mehrere weiterhin untersuchte Embryonen, deren Länge etwas um 6,0 mm schwankt, liefern, von einigen unwesentlichen Variationen abgesehen, dasselbe Bild. Ich habe deshalb, um ganz sicher zu gehen, nochmals einen derselben graphisch rekonstruiert.

Die genaue Länge des gerade gestreckten Embryos betrug 6,1 mm. Der Kreislauf hatte bereits eingesetzt, die Gefäße waren gut zu sehen.

Textfigur 5.

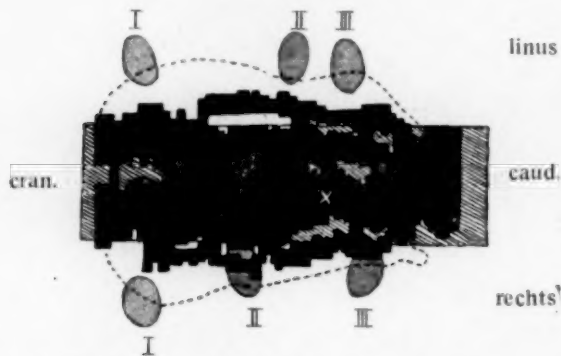


Rana temp. (18). Graphische Rekonstruktion der Gefäße der Vornierengegend. Schwarz = Dottergefäße; Rot = Aorta und Glomerulusgefäße. 1 : 100 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Textfigur 5 a und b gibt die Sagittalprojektion der rechten und linken Seite wieder. Das Längsgefäß ist beiderseits gut entwickelt. Rechts reicht es um die Hälfte eines Segmentes weiter nach vorn, fast bis zur Mündung des ersten Trichters und geht hier breit (4 Schnitte = 40) in die Aorta über. Nur in diesem einzigen Fall fand ich das Längsgefäß so weit nach vorne reichend, von den beiden oben erwähnten rudimentären Anlagen abgesehen. Links machte sich kranial vom Glomerulus nur auf einem Schnitt eine Aussackung der Aorta bemerkbar, die möglicherweise dem vordersten Quergefäß

der rechten Seite entsprechend auch als Quergefäßrudiment aufgefaßt werden kann. Rechts haben wir fünf, links vier Quergefäße, von welchen das zweite und vierte, bzw. zweite und dritte dem zweiten und dritten Nephrostom entsprechen. Die beiden hintersten vermitteln die Einmündung des Längsgefäßes in die Aorta. Auffallend ist ferner das Vorhandensein zweier Anastomosen zu den Dottergefäßen auf der rechten Seite im vierten Segment, die beide sehr eng waren, sowie daß die sonst unmittelbar am kaudalen Ende des Glomerulus im fünften Segment sich findenden Quergefäße zu den Darmvenen hier um ein ganzes Segment nach rückwärts verlagert waren, so daß sie nicht mehr in die Rekonstruktion mit aufgenommen sind.

Textfigur 6.

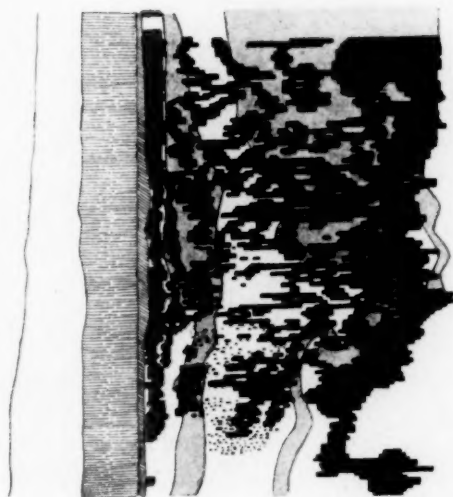


Rana temp. (18). Frontalprojektion der Aorta und Glomerulusgefäße.
1 : 100.

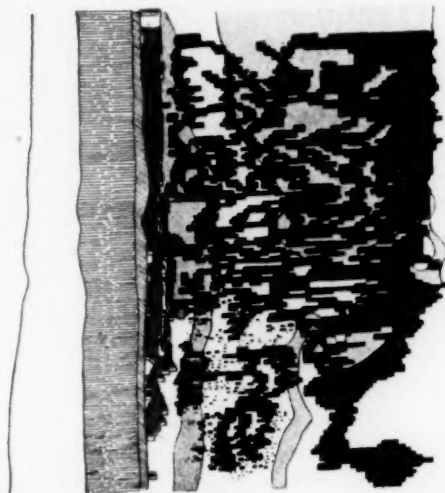
Textfigur 6 gibt die Frontalprojektion der Aorta zu Textfigur 5 mit Angabe der Lage der Nephrostome und der Ausdehnung der Leibeshöhle in frontaler Richtung. Aus ihr geht hervor, daß kaudal vom ersten Trichter die vorher paarige Aorta zu einem einzigen sehr breiten Gefäß verschmilzt, das nach beiden Seiten noch über die Chorda hinausragt. (Uebrigens war die Aorta im Bereich des Sinus venosus ebenfalls unpaar.) Hier nähern sich die beiderseitigen Leibeshöhlen einander schon stark, so daß die Bildung eines Mesenteriums bereits angebahnt wird. Gegen den zweiten Trichter zu weichen sie wieder auseinander und dann zerfällt die Aorta noch dreimal auf eine kurze Strecke in ein paariges Gefäß.

Textfigur 7.

a) Rechte Seite.



b) Linke Seite.



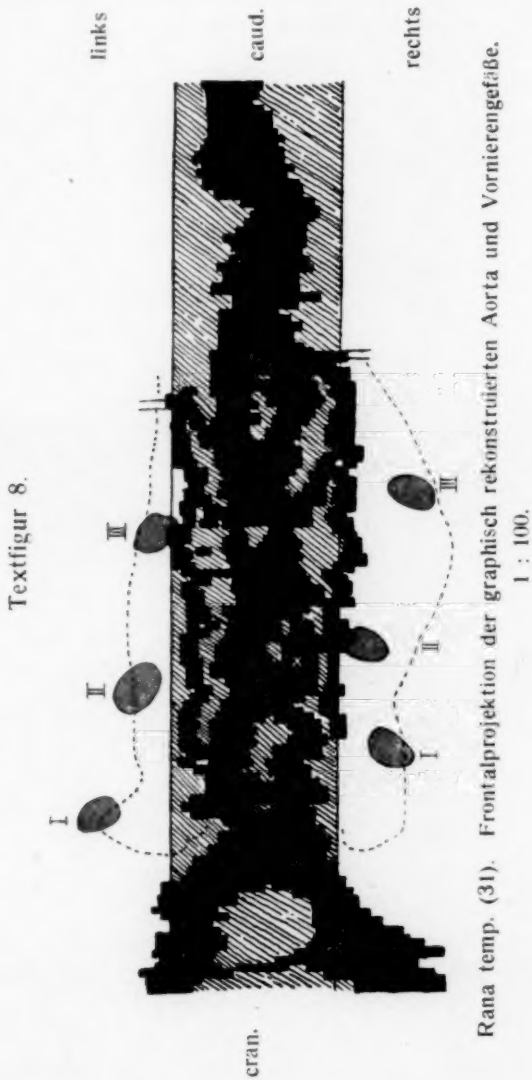
Rana temp. (31). Graphische Rekonstruktion der Gefäße kaudal vom Herzen. Schwarz = Dottergefäße; Rot = Aorta und Glomerulusgefäße. 1 : 100 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Vom nächsten 6,5 mm langen Embryo (31) habe ich ebenfalls die Gefäße graphisch rekonstruiert, sowohl in Sagittal- (Textfigur 7 a und b) als in Frontalprojektion (Textfigur 8). Das Glomeruluslängsgefäß wird jetzt gegenüber den früheren Stadien sehr eng; es verläuft nicht mehr ganz gerade gestreckt, sondern schlängelt sich, so daß es an manchen Stellen im Schnitt zweimal getroffen erscheint (Fig. 27). In der Projektion decken sich dann häufig die beiden Gefäße, was die Uebersichtlichkeit der Figur beeinträchtigt. Immerhin läßt sich noch mit Sicherheit feststellen, daß e i n Längsgefäß den Glomerulus in seiner ganzen Länge durchzieht, das sich an mehreren Stellen zu winden und aufzuspalten beginnt. Außerdem läßt sich an vereinzelter Stellen eine Einrollung von Mesenchymzellen zu neuen kleinen Gefäßen beobachten. Es findet also noch nachträglich im Glomerulus eine Gefäßbildung statt, was bereits von F i e l d beobachtet, aber neuerdings von F i l a t o w in Abrede gestellt wurde.

Textfigur 8 (Frontalprojektion) zeigt, daß die beiden Aortenwurzeln über dem Sinus venosus zur unpaaren Aorta verschmelzen, daß diese aber im Bereich der Vorniere immer noch die Tendenz zeigen, sich wieder aufzuspalten. Sie ist relativ zur Breite der Chorda viel schmaler geworden, aber auch absolut, wenn man die Textfigur 8 mit den früheren Rekonstruktionen vergleicht. Dagegen ist ihr sagittaler Durchmesser größer.

Interessant ist das Verhalten der Quergefäße. Diese sind rechts noch alle drei erhalten; nach vorn zu endigt das Längsgefäß blind; es hat die Verbindung zur Aorta schon früher verloren. Links geht das Längsgefäß noch aus der Aorta hervor. Dagegen ist die dem zweiten Nephrostom zugehörige Queranastomose bereits unterbrochen, doch erkennt man aus Ausbuchtungen der Aorta sowie des Glomerulusgefäßes noch genau die Stelle, wo sie vorhanden war. Die Quergefäße für das dritte Nephrostom sind beiderseits noch erhalten; ebenso wie diejenigen des fünften Segmentes. Letztere stehen jetzt aber nicht mehr ausschließlich mit dem Vornierenlängsgefäß in Verbindung, sondern lassen auch Beziehungen zum Dottergefäßsystem erkennen, indem sie in die äußere Randvene desselben einmünden; rechts unmittelbar (Textfigur 7 a), links dagegen setzt sich das Längsgefäß noch ein paar Schnitte weit über die Einmündung des letzteren Quergefäßes in die Dottervene fort und endigt dann blind (Textfigur 7 b). Es beginnt nunmehr der Glomerulus seinen Charakter als arterielles Wundernetz, den er bis jetzt streng

beibehalten hatte, aufzugeben, indem er sich zunächst einen Abfluß in das venöse Darmgefäßsystem schafft. Diese neue Verbindung ist



allerdings nur von kurzem Bestand, aber doch wichtig, da sie den Uebergang bildet zu einer weiteren Phase in der Entwicklung des

Glomerulus, die für seine Funktion von großer Bedeutung wird. Sie soll im folgenden Kapitel im einzelnen besprochen werden.

Auch bei diesem Embryo findet sich noch ein zweiter Zusammenhang zwischen Aorta und Darmgefäßsystem durch ein schmales, in der Gegend des zweiten Vornierentrichters von der rechten Aorta abgehendes Gefäß (Textfigur 7 a). Hier hat sich bereits das dorsale Pankreas angelegt, um welches eine reichliche Gefäßentwicklung stattfindet. Wahrscheinlich ist der kleine Aortenast dazu bestimmt, ihm arterielles Blut zuzuführen.

Mit dem zuletzt beschriebenen Stadium ist der erste Abschnitt in der Glomerulumentwicklung beendet, nämlich die Vaskularisierung von der Aorta aus. Der Glomerulus muß auch bereits funktionsfähig sein, da der 6,5 mm lange Embryo das Ei verlassen hat, im Wasser umherzuschwimmen beginnt und begierig Nahrung aufnimmt. Die weiterhin auftretenden Veränderungen betreffen zumeist Umbildungen, die durch die weitere Entwicklung der Bauchorgane der Larve bedingt sind; außerdem wird infolge der Ausbildung des Mesenteriums der Abfluß des Glomerularblutes in die Darmgefäße, der im vorliegenden Stadium und auch bei noch etwas älteren Larven nicht mehr durch die Aorta vermittelt wird, sondern direkt erfolgt, wieder unterbrochen. Es muß daher, ehe es soweit kommt, eine neue Abflußbahn hergestellt werden, was bei *Rana* durch die Neubildung von Gefäßen geschieht, die das Blut des Glomerulus nach der Cardinalvene zu ableiten.

Kurz zusammengefaßt läßt sich über den bisherigen Entwicklungsgang folgendes aussagen: Die Gefäße des Glomerulus bilden in den jüngsten Stadien ein arterielles Wundernetz, welches hervorgeht aus einem parallel zur Aorta verlaufenden sich getrennt von ihr anlegenden Längsgefäß, das mittelst mehrerer zumeist 5 Anastomosen mit der sehr breiten streckenweise noch paarigen Aorta in Verbindung tritt. Anfänglich strömt das die Glomerulargefäße durchfließende Blut vollständig in die Aorta zurück (Textfigur 4—6); etwas später, wenn die Larve die schützenden Eihüllen verläßt, kommt am kaudalen Ende des Glomerulus ein Anschluß seiner Gefäße an das Darmnetz zustande (Textfigur 7 und 8) und somit kann ein Teil des Blutes in venöse Bahnen abgeleitet werden. Noch späterhin wird mit der Umbildung der ursprünglichen Dottergefäße ein Abfluß des Glomerulusblutes auf anderem Wege notwendig. Es

kommt zur Entstehung neuer Gefäße, welche eine Verbindung mit der hinteren Cardinalvene herstellen.

IV. Die Cardinalvenen.

a) Literatur und erste Entwicklung. Verhalten der Cardinalvenen am kaudalen Rumpfende und ihre Beziehungen zur Schwanzvene.

Ehe wir auf die Beziehungen der Cardinalvenen zur Vorniere, insbesondere zu deren arteriellem Gefäßsystem genauer eingehen, ist es notwendig, auf die Entwicklung dieser Venen in Kürze zurückzugreifen, sowie die aus der Literatur bisher über die Cardinalvenen zusammengestellten Tatsachen einer genauen Prüfung zu unterwerfen. Die Beobachtungen über die früheste Entwicklung der Cardinalvenen sind wenig zahlreich und zum Teil widersprechend, wie ich bereits in einer früheren noch nicht veröffentlichten Arbeit hervorgehoben habe. Es beruht dies zum Teil darauf, daß nicht immer scharf genug zwischen den beiden Haupttypen der Amphibien, Urodelen und Anuren unterschieden wurde, sondern die bei den Vertretern der einen Gattung gefundenen Verhältnisse schlechtweg auf die der anderen übertragen wurden. Dies mag für eine ganz grob schematische Anordnung, sowie für den Verlauf der Cardinalvenen im voll ausgebildeten Zustande annähernd zutreffen, doch hat sich mir selbst im Lauf meiner Untersuchungen gezeigt, daß sowohl was die Zeit des frühesten Auftretens der einzelnen Gefäßabschnitte, sowie ihre weitere Ausbildung und ihre Beziehungen zu den Nachbarorganen betrifft, bei Urodelen und Anuren nicht unwesentliche Verschiedenheiten festzustellen sind, die eine gesonderte Untersuchung und Besprechung vieler einzelner Arten wohl dankenswert erscheinen lassen. Am meisten Uebereinstimmung zeigen noch die vorderen Cardinalvenen, die bei Anuren und Urodelen in gleicher Weise entstehen durch Zusammenschluß mehr oder weniger regelmäßiger und sehr ungleich großer Mesenchymrücken zu endothelialen Röhren, welche im Bereich des Kiemendarms der Hirnblase medio-ventral anliegen, dann über dem Bulbus aortae divergierend über die dorsalen Aorten hinwegziehen, um in der lateralen Rumpfwand herabzusteigen und in den Ductus Cuvieri einzumünden. Dabei gilt für die Anuren in gleicher Weise wie für die Urodelen, daß die vordere Cardinalvene in ihrem kranialsten Abschnitt aus einem um die vordere Hirnblase wenig verzweigten Netz hervorgeht, ehe sich ihre einzelnen Zweige deutlich unterscheiden lassen, und daß

dies kraniale Netz, sowie das aus ihm hervorgehende einheitliche Gefäß sich früher nachweisen lassen als der Anschluß des letzteren an den Ductus Cuvieri, der erst kurz vor dem Einsetzen des Kreislaufs und zwar wiederum in Form eines Netzes erfolgt. Hiemit stimmen auch die wichtigsten Angaben aus der Literatur (Goette, Hochstetter, Mollier, Marcinkowski) überein. Diese Bemerkungen über die vordere Cardinalvene mögen hier genügen, da dieses Gefäß bei Amphibien keinen Anschluß mehr an die Vorniere besitzt und nur der Vollständigkeit halber mit erwähnt wurde.

Für die Beziehungen zur Vorniere wichtig ist vor allem die hintere Cardinalvene und zwar ihr vorderster unmittelbar kaudal vom Ductus Cuvieri liegender Abschnitt. Goette (1875), dessen Beschreibungen für *Bombinator igneus* wohl erweitert aber bis heute noch nicht widerlegt werden konnten, läßt sie durch Zusammenfließen der zwischen den Urnierenschläuchen (Vornierenkanälchen der späteren Autoren) auftretenden Lakunen entstehen; es geht aber aus seiner Darstellung nicht hervor, ob er sie schon als selbständiges Gefäß oder als einen zum Ductus Cuvieri gehörenden Abschnitt betrachtet. Hochstetter (1888) schließt sich ihm an, nur läßt er entsprechend der Strömung des Blutes im allgemeinen den Zusammenschluß der Lakunen zur Gefäßröhre in kaudo-kranialer Richtung erfolgen, so daß die hintere Cardinalvene schließlich wieder in den Ductus Cuvieri mündet. Dabei macht er bereits auf die Verschiedenheiten bei Anuren (*Rana*) und Urodelen (*Salamandra atra*) aufmerksam, jedoch ebenfalls ohne auf die ersten Anfänge zurückzugehen. Sowohl er selbst wie Goette berühren die näheren Beziehungen der Cardinalvene zur Vorniere nicht weiter; für beide gewinnt das Gefäß erst Interesse, wenn dessen Umbildung zum Urnierenabschnitt der unteren Hohlvene beginnt.

Etwas ausführlicher, aber ebenso ohne auf die speziellen Beziehungen zur Vorniere einzugehen, behandeln die früheste Anlage der Cardinalvenen Mollier (1906) für Wirbeltiere im allgemeinen und K. Marcinkowski (1906) für *Bufo* und *Siredon pisciforme*. Aus ihren, sowie aus meinen an *Siredon* und *Salamandra atra* erhobenen Befunden kann ganz allgemein gefolgert werden, daß die Grundlage der hinteren Cardinalvenen bei Amphibien eine celluläre ist, deren Elemente zum Teil dem allgemeinen Mesenchymbildungs-herde, den ventralen Sklerotomabschnitten, entstammen, ebenso wie diejenigen der Aorta, zum Teil aber auch ergänzt werden durch

Mesenchymzellen aus der Somatopleura, doch so, daß alle aus diesem Material hervorgehenden Gefäße (Aorta, Vornierenlängs- und Quergefäße, Ductus Cuvieri, Cardinalvenen) getrennt entstehen.

Diese Erhebungen habe ich nun zunächst für *Rana temporaria* zu bestätigen versucht. Auch hier werden die ersten freien Zellen, welche die Cardinalvenenendothelien liefern, gleichzeitig mit dem Material für die Aorta von ventralen Sklerotomabschnitten abgelöst. Die Lieferung der Zellen erfolgt jedoch im Vornierenabschnitt selbst nicht in Form noch zusammenhängender Zellkomplexe, die sich nachträglich auflösen, sondern die einzelne Zelle trennt sich als solche vom Sklerotom los. Häufig läßt sich vor der definitiven Ablösung der einzelnen Elemente schon eine Auflockerung derselben beobachten, wobei manchmal die Zellgrenzen durch stärkere Pigmentierung deutlicher hervortreten. Dieser Vorgang ist in Fig. 2 und in Fig. 4¹⁾ auf der rechten Seite noch sichtbar, obwohl es sich hier schon um weiter fortgeschrittene Stadien handelt.

Der Zeitpunkt des ersten Auftretens der freien Gefäßzellen ist nicht ganz leicht zu bestimmen, da er offenbar innerhalb geringer Grenzen variabel ist. Sieht man von der Kopfregion ab, wo Mesenchymzellen schon sehr frühzeitig erscheinen (bei *Rana* in noch jüngeren Stadien als bei *Salamandra* und *Axolotl*), so findet man im allgemeinen freie Zellen kaudal vom Sinus venosus schon dann, wenn die Urwirbel sich von der Seitenplatte abzuschnüren beginnen, also zu einer Zeit, wo der drüsige Anteil der Vorniere schon ziemlich weit entwickelt ist.

Den Beweis hierfür mögen Fig. 28—30 liefern, die verschiedenen Querschnitten durch einen sehr kleinen Embryo entnommen sind; derselbe war kaum 2,5 mm lang, das Medullarrohr war vollständig geschlossen; äußerlich ließ sich noch keine Andeutung von Segmenten wahrnehmen. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die fünf vordersten Urwirbel zwar schon abgegrenzt waren, aber noch mit der Seitenplatte in Zusammenhang standen; der Kiemendarm war breit und zeigte eine Andeutung der beiden ersten Taschen. Das Kopffende des Darms ist schon reichlich von Mesenchymzellen umgeben, die jedoch nirgends eine Anordnung zu Gefäßen erkennen lassen; die celluläre Herzanlage ist deutlich. Fig. 28 geht durch das vordere Ende des 2. Urwirbels (ventral Mitte der Herzanlage). Hier zeigt sich schon eine deutliche Auflockerung der

¹⁾ Der Embryo wurde vom Schwanzende aus geschnitten.

Elemente im ganzen ventralen Urwirbelabschnitt, die an den medialen und lateralen ventralen Kanten bereits zur Loslösung einzelner Zellen (m) geführt hat, welche die für Anuren so charakteristische plumpe Form zeigen. Die letzten schieben sich in den zwischen Ursegment und Seitenplatte freiwerdenden Raum ein; sie werden mit der weiterhin erfolgenden Ausdehnung der Seitenplatte durch das in ihr auftretende Coelom weiter auseinander gedrängt und verschoben. Gleichzeitig bemerkt man auch eine Auflockerung und Loslösung von Zellen an der Somatopleura gerade an der Stelle, welche dem Umschlagsrande in die dorsale Bedeckung der späteren Leibeshöhle entspricht. Drei Schnitte weiter kaudal ist das lockere Gefüge von Ursegment und Seitenplatte verschwunden; beide Gebilde sind nicht mehr getrennt sondern hängen kontinuierlich zusammen. Nach weiteren fünf Schnitten schneidet die Grenze zwischen 2. und 3. Ursegment durch und unmittelbar kaudal davon ist das vordere Ende des kranialsten Vornierenkanälchens getroffen, welches nach weiteren 2 Schnitten in den nächsten Urwirbelstiel einmündet, der also hier dem 3. Segment zugehört. Sobald der Urwirbelstiel zu Ende ist, beginnt wieder die Auflockerung im ventralen Abschnitt des Segments, die aber hier beim dritten lange nicht mehr so ausgesprochen ist wie beim zweiten. Fig. 29 geht durch das kaudale Ende des dritten Segmentes und zeigt das erste Vornierenkanälchen hinter dem dritten Urwirbelstiel (1. Vornierentrichter) getroffen. Von Aortenzellen ist noch keine Spur vorhanden, doch haben sich im lateralen ventralen Abschnitt des Urwirbels auch hier wieder zwei Zellen losgelöst (m), die zwischen letzteren und das Vornierenkanälchen eingeklemmt sind. Hinter dem vierten Ursegmentstiel sind rechterseits drei, links zwei freie Zellen zu beobachten, noch weiter kaudal findet man nur wieder gelegentliche Auflockerung der Zellen. Fig. 30 ist der Zone hinter den deutlich abgegrenzten Urwirbeln entnommen und entspricht etwa einem Querschnitt durch das 6.—7. Segment; auch hier sind die Zellen namentlich an der späteren Grenze zwischen Ursegment und Seitenplatte dorsal vom Wulst des Vornierenganges nur locker aneinandergelagert; doch wage ich nicht zu behaupten, daß es sich hier schon um eine Auflockerung zum Zwecke der Lieferung von Gefäßzellen handelt.

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß die zwischen Ursegment und Seitenplatte auftretenden ersten freien Zellen als Cardinalvenenzellen angesehen werden dürfen, selbst wenn man spätere

Verschiebungen noch mit in Betracht zieht. Der Zeitpunkt ihres ersten Auftretens muß also schon sehr frühe angesetzt werden, zum mindesten gleichzeitig mit den Aortenzellen, wenn nicht schon früher.

Hier wäre noch eine Beobachtung einzufügen, auf die ich schon früher bei der Besprechung der Entwicklung der Aorta hingewiesen habe. Es erfolgt nämlich die Lieferung der Gefäßzellen im mittleren und kaudalen Rumpfabschnitt nicht gleichmäßig; in letzterem wird sie gewissermaßen überstürzt, so daß es nicht mehr zur Abtrennung einzelner Elemente, sondern ganzer Zellkomplexe kommt. Im Vornierenabschnitt selbst bleibt das gelieferte Material für Aorta und Cardinalvene topographisch immer getrennt und ist daher von Anfang an für beide Gefäße leicht kenntlich, wie dies aus den ersten Figuren (Fig. 1—10) ohne weiteres zu ersehen ist. Kaudal von der Region der Vorniere (Fig. 31) läßt sich das gesamte zwischen Ursegment, Chorda, Darm und Seitenplatte eingeschobene Mesenchymmaterial nicht mehr in zwei getrennte Stränge sondern; Aorten- und Cardinalvenenzellen werden erst deutlich, wenn sich die endothelialen Röhren herauszudifferenzieren beginnen. Noch weiter schwanzwärts (Fig. 32 und 33), wo die Gefäßzellen in Form einheitlicher segmentierter Stränge abgegeben werden, ist die Unterscheidung noch schwieriger. Vergleicht man die beiden Figuren 32 und 33 miteinander, die nur durch vier dazwischen liegende 10 μ dicke Schnitte getrennt sind, so läßt sich in dem kranial gelegenen (Fig. 32) in dem Gefäßzellenstrang schon ein deutliches endotheliales Rohr nachweisen (g f), das in Fig. 33 nicht mehr zu sehen ist, sondern durch zwei undeutlich begrenzte, aber offenbar in Bildung begriffene nebeneinander gelegene Röhrchen (Fig. 33 g f) ersetzt ist, von welchen sich keines der Lage nach auf das der früheren Figur beziehen läßt. Verfolgt man nun die dazwischen gelegenen Schnitte, so ergibt sich tatsächlich kein Zusammenhang zwischen den Gefäßröhrchen der beiden Figuren, sondern der Zwischenraum ist durch mehr oder weniger lose nebeneinander gelegenen Zellen ausgefüllt und auch kopfwärts zu läßt sich das vordere Rohr nur noch auf einem Schnitt nachweisen, während die beiden kaudalen auf dem nächsten Schnitt überhaupt schon nicht mehr zu erkennen sind. Es muß somit dahingestellt bleiben, ob wir das auf Fig. 32 vorhandene Gefäßstück (g f) als Aorta oder als Cardinalvene anzusprechen haben; beides wäre möglich (da bei *Rana* die paarige Anlage der Aorta sich streckenweise auch noch im kaudalen Rumpfabschnitt nachweisen läßt),

aber zu befürworten ist weder die eine noch die andere Annahme, solange die Endothelröhren sich nicht über größere Strecken ausdehnen. An und für sich ist die Frage, ob ein derartig kleines Bruchstück eines Endothelröhrchens an dieser Stelle der Aorta oder der Cardinalvene zugehört, überhaupt gleichgültig; wichtig ist hier nur die Feststellung der Tatsache, daß auch in einem so weit kaudal gelegenen Abschnitt ¹⁾ Aorta und Cardinalvene gleichzeitig nebeneinander entstehen. Ich bin auch deswegen so ausführlich auf diese Frage eingegangen, weil hierin ein grundlegender Unterschied gegenüber den Befunden bei *Salamandra atra* und *Siredon* gegeben ist. Bei ihnen ist im kaudalen Rumpfabschnitt die Aorta längst als unpaares unter der Chorda gelegenes Rohr vorhanden, ehe es zur Bildung von Cardinalvenen kommt. Man vergleiche Fig. 36 und 43 meiner Untersuchungen an Urodelen, die sogar weiter kranial gelegene Querschnitte durch ältere Embryonen von *Salamandra atra* darstellen, bei welchen der Kreislauf schon eingesetzt hat; auf ihnen sind trotz reichlich um die Vornierengänge vorhandenen Mesenchymmaterials noch keine Cardinalvenen zu sehen. Auch die graphische Rekonstruktion Textfigur 21 a und b zeigt, daß die hintere Cardinalvene kaum über das kaudale Ende der Vorniere hinausreicht. Es ist klar, daß diese Unterschiede in der Entwicklungsgeschichte der Gefäße bei den Amphibien für die Kreislaufverhältnisse nicht gleichgültig sein können, und es wird dies namentlich in den Gefäßbahnen um die Schwanzwurzel zum Ausdruck kommen.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die folgenden Ausführungen nicht mehr zum eigentlichen Thema dieser Arbeit, die sich auf die Vornierengefäße beschränken will, gehören; es sei mir aber trotzdem gestattet, ganz kurz über diese gelegentlich erhobenen Befunde hier zu referieren, da ich sie nirgends in der Literatur erwähnt gefunden habe. Auch Hochstetter, dem wir die ausführlichste Arbeit über die Entstehung der Cardinalvenen bei Amphibien verdanken, sagt darüber nichts, obwohl er die geringe Verschiedenheit der Lage der Cardinalvenen in bezug auf die Segmentalgänge bei *Salamandra* und *Rana* noch eigens hervorhebt und auch auf die Subintestinal- und Caudalvene eingeht. Er betont ganz speziell für *Salamandra*: „Eine Verbindung (der Subintestinalvene) mit der Caudalvene existiert jedoch nicht, da die Caudalvene bei den Uro-

¹⁾ Die Schnitte gehen schräg durch den 15.—17. Urwirbel; der Wolffsche Gang ist vollständig abgeschnürt und hohl.

delen viel später entsteht als die Subintestinalvene.“ Daß dies nicht der Fall ist, glaube ich in meiner früheren Arbeit gezeigt zu haben. Das Gefäß, welches bei Urodelen kaudal vom After am frühesten in Erscheinung tritt, ist ein ventral vom Schwanzdarmrest gelegenes Endothelrohr, welches durch offene Gefäßröhren und durch zelliges Mesenchymmaterial sowohl mit der Aorta, als auch mit den inneren wie äußeren Randvenen des Dotternetzes in Verbindung tritt; ich habe gerade mit Hilfe dieses Gefäßes über die phylogenetische Priorität der Randgefäße des Dotternetzes über die Subintestinalvene zu entscheiden versucht, allerdings ohne zu einem definitiven Resultat zu gelangen. Aber sicher ist das Gefäß sehr frühe vorhanden und ebenso sicher steht es mit dem Dottergefäßnetz (und also auch mit der Subintestinalvene) in Verbindung und funktioniert nach dem Einsetzen eines geordneten Kreislaufs, indem es das Blut auf den Dotter zurückleitet, lange ehe es an dieser Stelle zur Ausbildung von Körperwandvenen (Cardinalvenen) gekommen ist. (Vgl. Textfiguren 8 und 9.)

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Rana*. Zwar tritt auch hier die Schwanzvene als erstes kaudal vom After gelegenes Gefäß auf. Fig. 34 ist einem Querschnitt derselben Serie wie Fig. 32 und 33 entnommen, also einem noch sehr frühen Stadium und trifft gerade die mit dichtem Mesenchym erfüllte Grube, die zwischen Schwanzdarm und Kloakendarm einschneidet. Man sieht hier im Mesenchym ventral vom soliden Schwanzdarm zwei kleine Endothelröhrchen (g f), welche sich nach beiden Richtungen hin noch ein paar Schnitte weit verfolgen lassen. Die Untersuchung älterer Stadien zeigt, daß es sich tatsächlich um die erste hier noch paarige Anlage der späteren Schwanzvene handelt, die sich sehr rasch zu einem kräftigen selbständigen Gefäß entwickelt. Verfolgt man nun aber dieses Gefäß in kranialer Richtung weiter, so geht es nicht ventral unter der Einmündung des primären Harnleiters vorbei und in das Dottergefäßnetz über, sondern es bleibt medial vom Vornierengang liegen und läßt sich direkt in die Cardinalvene hinein verfolgen. Eine Verbindung mit dem Dottergefäßnetz kommt gar nicht zustande, aus dem sehr einfachen Grunde, weil es am dorsalen Umfang des kaudalen Dotterdarmabschnittes überhaupt noch nicht zur Ausbildung von Gefäßen gekommen ist.

Um dies Verhalten zu illustrieren, gebe ich in Textfigur 9 a und b eine Zeichnung vom hinteren Rumpfe eines genau rekonstruierten

Wachsplattenmodells. Dasselbe gehört dem früher erwähnten Embryo (Textfigur 4) an, bei dem der Kreislauf schon im Gange ist

a) Rechte Seite.



Textfigur 9.

b) Linke Seite.



Rana temp. (40). Gefäße am hinteren Rumpfe und Schwanz nach einer plastischen Rekonstruktion.
 Schwarz = Aorta; dunkelgrau = Dottergefäße; hellgrau = Cardinalvene und Schwanzvenen.
 1 : 100 auf $\frac{1}{8}$ verkleinert.

und von welchem bereits die Aorten-Glomerulusgefäße in Textfigur 4 a und b gezeichnet wurden, also ein nicht mehr ganz junges

Stadium. Die Dottergefäße, sowie die einzelnen freien zwischen Splanchnopleura und Darm befindlichen Zellen sind grau getönt, die Cardinal-Schwanzvenen, damit sie sich besser abheben, in einer dunkler grauen, die Aorta in schwarzer Farbe wiedergegeben. Die Stelle der Vereinigung der beiden Venen zur unpaaren Schwanzvene ist durch ein † bezeichnet. Man erkennt, wie die beiderseits wohl ausgebildete Cardinalvene sich unmittelbar in die Schwanzvene fortsetzt, während es am dorsalen Darmumfang noch kaum zur Entwicklung eines Gefäßes gekommen ist. Die bei Salamandra und Axolotl in diesem Stadium schon vollentwickelte innere Randvene des Dotternetzes fehlt hier am kaudalen Ende vollständig; sie wird hier überhaupt nicht mehr bis zur Kloake angelegt; es ist dies auch gar nicht mehr notwendig, da ja die Schwanzvene vermittelt der Cardinalvenen schon mit dem Rumpfe (bzw. Herzen) verbunden ist, und die Ableitung ihres Blutes in das Dottergefäßnetz daher überflüssig geworden ist. Weiterhin sind die Verhältnisse auch am ventralen Darmumfang sehr interessant. Bis an das kaudale Drittel des Dotterdarms (an der mit †† bezeichneten Stelle) sind wohl ausgebildete mit Endothel umzogene und mit zahlreichen primitiven Blutzellen erfüllte Röhren vorhanden, die sich nach kranial in zwei nebeneinander verlaufende mächtige Gefäße auflösen, welche die Leberanlage (mesodermfreies Feld) umgreifend schließlich lateral am Darm emporsteigen, um zusammen mit dem Ductus Cuvieri in den Sinus venosus des Herzens zu münden. In umgekehrter Richtung dagegen werden die Gefäße als solche immer undeutlicher und enden schließlich in einer Masse primitiver Zellen, die nur schlecht gegeneinander abgegrenzt immer mehr den Charakter von freien primitiven Blutzellen verlieren und dagegen das Aussehen jener kompakten Zellmassen gewinnen, das für die erste Anlage der Blutinsel typisch ist. Auch die seitlich am Darm gelegenen Gefäße werden dann immer spärlicher, währenddem die Blutinsel selbst an Breite der Ausdehnung gewinnt. Es stecken die Dottergefäße gewissermaßen in der Blutinsel darin und differenzieren sich nur langsam aus ihr heraus. Es ist also hier gegenüber den Gefäßverhältnissen am dorsalen Darmumfang noch ein ganz primitiver Zustand vorhanden. Wie man sieht, trifft H o c h s t e t t e r s Bemerkung, daß eine Verbindung von Caudalvene und Subintestinalvene nicht existiere, für *Rana* tatsächlich zu. Will man also die Entwicklung der Venenstämme bei *Salamandra atra* in schematischer Darstellung geben,

so wie es Hochstetter getan hat, so müßte man vor dem Schema A (Fig. 7 S. 163) noch ein weiteres einschieben, welches die Caudalvene aus dem Dottergefäßnetz hervorgehend darstellt, während man für *Rana* gleich als erstes das Schema A gelten lassen kann, das für *Salamandra* erst in einem späteren Entwicklungsstadium Gültigkeit erhält.

Die eben beschriebenen Befunde sind auch in phylogenetischer Hinsicht interessant. Offenbar zeigen die Urodelen noch primitivere Verhältnisse als die Anuren und eignen sich deshalb gut als Studienobjekte, wo es sich um vermittelnde Glieder von niederen zu höheren Formen handelt. Es ist ja bekannt, daß auch bei Sela-chiern die Schwanzvene noch in Zusammenhang steht mit dem Dottergefäßsystem, den Subintestinalvenen, die mit der linken Vena omphalomesenterica in Verbindung treten (C. R a b l). Die beiden hinteren Cardinalvenen entstehen sehr viel später und reichen anfänglich kaum über das Gebiet der Vorniere hinaus. Erst nachdem sie allmählich bis zur Kloake ausgewachsen sind, münden sie in die Schwanzvene ein; dieser Zustand wird bei *Pristiurusembryonen* von 94—95 Urvirbeln erreicht; die vollständige Einbeziehung der Caudalvene in das Gebiet der hinteren Cardinalvenen erfolgt noch später und ist erst mit der definitiven Ablösung der Subintestinalvene, die nunmehr an Weite erheblich abnimmt, vollendet. Was die neuerdings von Rückert (1917) für *Torpedo* festgestellte Tatsache anbelangt, daß nämlich die Vena cardinalis posterior in dem kaudal von der Vorniere gelegenen längeren Abschnitt aus getrennten, sich nachträglich zu einem kontinuierlichen Längszug vereinigenden Stücken entsteht, „die im großen und ganzen eine segmentale Anordnung“ einhalten, so möchte ich bemerken, daß auch bei *Rana* ein in kranio-kaudaler Richtung erfolgender Zusammenschluß einzelner sich vorher schon anlegender Röhrenstücke statthat, daß ich aber eine segmentale Anordnung dieser Röhrenstücke nicht mehr feststellen konnte. Eine Reminiszenz an eine ursprüngliche Metamerie ist aber noch in der segmentalen Ablösung der Cardinalvenenzellstränge erhalten, wenngleich sie sich sehr rasch verwischt.

Im vorhergehenden wurde beschrieben, daß im hinteren Rumpfabschnitt die Cardinalvenenzellen gleichzeitig mit dem Material für die Aorta als mehr oder weniger solide Komplexe von den Sklerotomen abgelöst werden. Hiezu möchte ich, um Mißverständnisse auszuschließen, noch bemerken, daß außer dieser gleichzeitigen

Lieferung des Materials für die beiden Gefäße ich keinen Zusammenhang zwischen ihnen beobachten konnte in dem Sinne, wie dies H a t t a für die Vena jugularis bei *Petromyzon* und G r a f e für das Hühnchen beschreibt. Es ist natürlich klar, daß bei der Auflösung der soliden Zellhaufen zu Mesenchym häufig noch verbindende Zellen zwischen den sich herausbildenden Endothrelöhren zu beobachten sein werden, die eine Verbindung zwischen beiden Gefäßen vortauschen könnten, wie dies in Fig. 31 und 32 noch der Fall ist. Es gelingt jedoch niemals in diesen Zellsträngen ein Lumen nachzuweisen, noch viel weniger die Kommunikation eines solchen mit dem Lumen der Aorta oder der Cardinalvene, woraus sich der Schluß auf einen ursprünglichen Zusammenhang rechtfertigen würde.

**b) Literatur über die Beziehungen der Cardinalvenen zum Glomerulus.
Entstehung der Cardinalvenen-Glomerulusverbindungen.**

Kehren wir nunmehr zu unserem eigentlichen Thema, der Cardinalvene im Vornierenabschnitt zurück.

Im fertigen Zustand löst sich die Cardinalvene kaudal von ihrer Einmündung in den Ductus Cuvieri in ein Netz von Gefäßen auf, die zwischen die Vornierenkanälchen eindringen und sie allseitig umspülen. Erst am kaudalen Ende der Vorniere sammeln sich die einzelnen Züge wieder zu einem einheitlichen Gefäß, das ventrolateral am hintersten Vornierentrichter vorbeizieht und auf die mediale Seite des Vornierenganges zu liegen kommt. Ich habe nun, angeregt durch die jüngsten Beobachtungen von R ü c k e r t an Selachiern, zunächst meine besondere Aufmerksamkeit darauf gerichtet, ob sich bei der Entwicklung des Netzes eine bestimmte Gesetzmäßigkeit erkennen ließe, welche eine Annahme von mehreren anfänglich getrennten Gefäßzügen, die dann nachträglich zum Netz verschmelzen, gestatten würde. Es hat nämlich R ü c k e r t bei *Torpedo* festgestellt, daß innerhalb der Vornierengegend die erste Anlage der Cardinalvene ventro-lateral und später rein lateral von den Urwirbelstielen liegt. „Als bald aber gesellt sich zu diesem primären Venenzug ein zweiter Parallelzug hinzu, der sich von ihm in den zwischen den Urwirbelstielen befindlichen Interstitien abzweigt und dorsomedian über die Stiele hinwegläuft (Fig. 6 und 8 C d und Fig. 12).“ Dieser letztere später entstehende dorsale Venenzug entspricht nach R ü c k e r t der eigentlichen Cardinalvene, während der „vorher auftretende ventrale Anteil der Gefäßan-

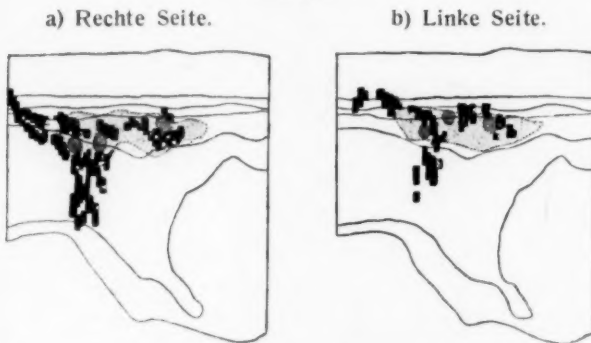
lage eine Bildung *sui generis* darstellt, die der Vornierenregion eigentümlich ist". Ihn sieht Rückert als eine Vornierenvene an.

Die Frage ist nun die, ob es auch bei Amphibien, speziell bei *Rana*, eine spezifische Vornierenvene gibt. Man wird hier von vornherein viel verwickeltere Verhältnisse erwarten dürfen, entsprechend dem hohen Ausbildungsgrad der Amphibienvorniere gegenüber den rudimentären Anlagen der Selachier. Es ist mir nun nicht gelungen ohne allzusehr zu künsteln, irgendwelche besondere Gefäßzüge in der Anlage herauszukonstruieren. Die Anlage erfolgt vielmehr ganz unregelmäßig. Man kann dies ganz leicht an den für die Aortenentwicklung gegebenen Figuren verfolgen. Fig. 1 zeigt lateral von der Somatopleura zahlreiche lockere Mesenchymzellen, die sowohl an der dorsalen wie an der ventralen Seite des Vornierentrichters liegen. Besonders gut auf der rechten Seite, wo das Nephrostom nur angeschnitten und die Verbindung zum nachfolgenden Kanälchen nicht getroffen ist, sieht man, wie die lockeren freien Stellen sich in die Windungen des Kanälchens einschieben und gerade hier macht sich auch fast schon eine endotheliale Anordnung der Zellen bemerkbar. Aber nur im vorderen Abschnitt der Vorniere waren bei diesem Embryo schon freie Zellen vorhanden; in den kaudalen Partien fehlten sie ganz. Fig. 2 und 3 zeigt noch dasselbe Verhalten. In Fig. 5 findet man links schon ein ausgesprochenes Gefäß zwischen Somatopleura und Vornierenkanälchen, das seiner Lage nach ebenfalls ventral vom Nephrostom zu suchen wäre. Rechts dagegen zeigen die unmittelbar lateral von der ausgebuchteten Aorta liegenden Zellen ebenfalls schon beginnende Anordnung zum endothelialen Rohr, das aber hier dorsal vom Nephrostom zu liegen kommen würde. Drei bzw. vier Schnitte weiter zurück (Fig. 6) ist von Gefäßen nichts mehr vorhanden. (Fig. 8—18 gehören demselben Embryo an [Länge 3,5 mm].) Man findet hier zunächst rechts eine Vene dorsal und ventral vom Nephrostom (Fig. 8), die drei Schnitte weiter kaudal noch beide zu sehen sind (Fig. 9); auf dem nächsten schon (Fig. 10) ist das dorsale Gefäß verschwunden. Fig. 11 läßt das ventrale noch eben erkennen; auf dem nächsten Schnitt (Fig. 12) wird es wieder deutlicher und unmittelbar dorsal von ihm kommt noch ein zweites kleines Gefäß zum Vorschein. Beide münden jedoch nicht ineinander, sondern lösen sich auf den folgenden Schnitten wieder zu Mesenchym auf. Erst zwei Schnitte vor dem der Fig. 15 zugrunde liegenden Schnitt tritt wieder ein kleines Gefäß auf, das

sich über vier Schnitte erstreckt, dessen Lage zum Nephrostom aber nicht bestimmbar ist, und in Fig. 16 findet sich ein ganz dorsal schon neben dem Urwirbel (lateral von ihm) gelegenes Gefäßchen, das nur auf diesem und dem folgenden Schnitt sichtbar ist. Noch eine Strecke weiter kaudal wird dorso-medial vom Wolffschen Gang wiederum ein kleines Gefäß deutlich, das in seiner Lage der späteren Cardinalvene entspricht. Weiterhin ist diese nur durch Zellen vertreten. Auf der linken Seite liegen die Dinge ähnlich. Wir finden zunächst ein dorsal vom Nephrostom gelegenes Gefäß (Fig. 9 und 10); dann ein weit ventral gelegenes (Fig. 11 und 12), zu welchem in Fig. 13 noch ein weiteres hinzukommt, das noch eine Strecke weit sichtbar bleibt und sich schließlich wie die übrigen Stücke auflöst.

Die Untersuchung mehrerer gleichaltriger Serien ergibt durchaus nicht die gleichen Resultate. Es sind einmal die ventralen Gefäß-

Textfigur 10.



Rana temp. (58). Graphische Rekonstruktion der Cardinalvenen in der Vornierengegend. 1 : 100 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

stücke weiter ausgebildet als die dorsalen, dann wieder mehr die ventralen; letztere häufig auch durch sich dazwischen schiebende Kanälchen wieder in mehrere Stücke geteilt, die anfänglich nicht miteinander kommunizieren. Auch die mehr in querer Richtung verlaufenden Verbindungszüge zwischen den dorsalen und ventralen Gefäßen treten durchaus unregelmäßig auf. Um ganz sicher zu gehen, habe ich die Cardinalvenen von einem kaum älteren Stadium als das der Fig. 7—18 graphisch rekonstruiert und gebe das Resultat in Textfigur 10 a und b wieder. Schon der erste Blick zeigt, daß

von zwei einander parallel verlaufenden Zügen, von welchen der eine die eigentliche Cardinalvene, der andere ein besonderes Vornierengefäß darstellen würde, nicht die Rede sein kann, und daß ferner doch wohl kaum eine Metamerie der Anlage angenommen werden darf. Die Rekonstruktion eines noch jüngeren Stadiums (das der Textfigur 1 zugrunde liegende) hat für die Cardinalvenen gar nichts ergeben und ältere Stadien zeigen neben dem Zusammenfluß der einzelnen Stücke nur eine größere Ausdehnung des Cardinalvenennetzes bedingt durch die stärkeren Windungen der Vornierkanälchen.

Es bleibt also, wenn wir das Fazit aus den vorliegenden Betrachtungen ziehen, für die Entwicklung der Cardinalvenen im Vornierengebiet nur zu sagen:

1. daß sie gleichzeitig mit der Aorta angelegt werden und
2. daß sie entstehen aus Gefäßzellen, welche vorwiegend von ventro-lateralen Sklerotomabschnitten und zum kleinen Teil auch von aus der Splanchnopleura auswandernden Zellen abstammen; diese schieben sich zwischen die Vornierkanälchen ein und ordnen sich dann zu Gefäßröhren um, die nachträglich zu einem Gefäßnetz miteinander verschmelzen.

Der Anschluß der Vena cardinalis posterior an den Ductus Cuvieri sowie die Anlage und weitere Ausgestaltung des letzteren erfolgt genau wie bei *Salamandra atra*.

Erst wenn die Cardinalvene schon einen bestimmten Grad der Ausbildung erreicht hat, setzen an ihrem dorsalen Umfang jene Veränderungen ein, die zu einer Verbindung mit den Gefäßen des Glomerulus führen. Ueber diese ist in der Literatur so gut wie nichts bekannt. Außer den gleich zu Anfang des Kapitels zitierten Arbeiten, welche die Anlage der Cardinalvenen nur ganz allgemein behandeln und diesen Punkt gar nicht erwähnen, kommen noch einige neuere Arbeiten in Betracht, das sind vor allem die von Filatow (1906) und von v. Möllendorff (1911). Ersterer widmet zwar dem Glomerulus und speziell dem in ihm enthaltenen Gefäß einen längeren Abschnitt; jedoch die Cardinalvenen erwähnt er überhaupt nicht und folglich auch keine Verbindung von ihr zum Glomerulus. Dagegen erscheinen die Befunde v. Möllendorffs sehr merkwürdig. Auch er geht nicht auf die früheste Entwicklung von Aorta und Cardinalvenen ein, sondern beginnt mit einem Stadium, in dem die Hauptstämme schon als kontinuierliche Gefäße angelegt sind.

Das was seine Befunde von denjenigen der anderen Forscher, die sich mit der Untersuchung der ersten Gefäßbahnen bei Amphibien beschäftigten, unterscheidet, ist, daß er bei *Bombinator pachypus* die Aorta nicht nur mit den unter der Splanchnopleura gelegenen Gefäßen des Darms (Dottergefäßnetz), sondern auch mit den Cardinalvenen in Verbindung stehen läßt durch Gefäße, die folgendes Verhalten zeigen: „Von der Aorta gehen in fast lateraler Richtung Zweige in unregelmäßigem Abstand voneinander ab, um an der dorsalen Kante der Seitenplatte sich in zwei Aeste zu gabeln, von denen der eine sich lateral von der Seitenplatte in die Vena cardinalis ergießt, der andere an der Innenseite der Splanchnopleura sich mit dem Darm-Dottergefäßnetz in Verbindung setzt.“ Diese Aorten-Cardinalvenenverbindungen werden zunächst als kaudal vom Vornierenglomerulus sich findend beschrieben; es geht aber aus der weiteren Beschreibung sowie aus der schematischen Textfigur B ganz klar hervor, daß sich solche auch im Bereich des Glomerulus selbst finden, wo sie entweder direkt mit der Aorta oder mit dem „Glomerulussinus“ zusammenhängen. Leider berührt v. Möllendorff ihr Zustandekommen nicht, sondern beschreibt sie einfach als vorhanden bei einer *Bombinator*larve von 6 mm Länge. Es entspricht dies einem Stadium, wo bei meinem Untersuchungsobjekt *Rana temp.* sicher noch keine Verbindung zwischen Aorta und Cardinalvene oder besser gesagt zwischen dem Glomeruluslängsgefäß (dem Glomerularsinus v. Möllendorffs) und der Cardinalvene vorhanden ist, wie aus dem vorhergehenden Kapitel leicht entnommen werden kann (vgl. auch Textfigur 6 und 8).

v. Möllendorff hat also auch Verbindungsgefäße von den Cardinalvenen zum Glomerulus gesehen; ob er sie richtig gesehen und richtig gedeutet hat, ist eine andere Frage; ich werde darauf nach Beschreibung meiner eigenen Befunde nochmals zurückkommen müssen.

Field, dessen Untersuchungen (1891) über die Entstehung der Amphibienvorniere, speziell des Glomerulus, noch immer die ausführlichsten sind, bringt wie Filatow nichts über die Anlage der Cardinalvenen und ihrer Beziehungen zu den Vornierenkanälchen und infolgedessen auch nichts über den Abfluß des Glomerulusblutes in die Cardinalvene. Für *Amblystoma* ist dies nicht verwunderlich, da bei Salamandrinen, wenn es überhaupt zur Ausbildung einer Verbindung zwischen Glomerulusgefäßen und Cardinal-

venen kommt, eine solche sich offenbar erst ganz spät herausbildet. Ich selbst habe wenigstens bei *Salamandra* und *Axolotl* (1915) nichts derartiges finden können; und auch einige Querschnittserien durch Larven von *Salamandra maculosa* von 12—24 mm Länge, die ich später noch daraufhin untersuchte, ergaben kein positives Resultat. Daß auch H. R a b l (1904) in seiner Arbeit keine derartigen Verbindungen erwähnt, habe ich früher schon bemerkt. Allerdings muß ich hier hinzufügen, daß an den Stellen, wo sich der äußere freie Rand des Glomerulus in der von H. R a b l beschriebenen Weise an die laterale Wand der Leibeshöhle anlegt und mit ihr verwächst, auch die Glomerulusgefäße in so enge Berührung mit dem zwischen den Vornierenkanälchen sich ausbreitenden Sinus der Cardinalvenen gelangen, daß eine eventuelle Kommunikation zwischen beiden nicht immer absolut auszuschließen ist. Einwandfrei konnte ich eine solche jedoch nicht nachweisen und eine Gefäßverbindung über die dorsale Wand der Leibeshöhle hinweg war jedenfalls niemals vorhanden.

Aber auch für *Bufo* und *Rana* berichtet F i e l d nichts von einer Glomerulus-Cardinalvenenverbindung. Seine ältesten *Bufo*-larven waren gegen 6 mm lang; bei ihnen dürfte es noch kaum zur Entwicklung dieser Verbindung gekommen gewesen sein. Dagegen maßen seine ältesten Larven von *Rana pipiens* schon 8 mm Länge, müßten also mit meinen entsprechenden Larven von *Rana temp.* verglichen bereits Glomerulus-Cardinalvenenverbindungen zeigen. Daß F i e l d keine solchen beschreibt, mag vielleicht darin seinen Grund haben, daß es bei seinen Objekten erst später zur Entwicklung derselben kommt, oder aber er hat die feinen in den Anfangsstadien im Mesenchym wirklich kaum kenntlichen Gefäßchen übersehen. In schöner Uebereinstimmung mit meinen Untersuchungen stehen auch die Befunde B r a u e r s bei *Gymnophionen*; es kommt nämlich bei *Hypogeophis rostr.* beiderseits zur Entwicklung eines jeweils dem Vornierensegment entsprechenden inneren Glomerulus; dieser besteht aus einem Gefäßplexus, welcher gespeist wird durch ein von der Aorta kommendes Vas afferens und seinen Abfluß findet in einem zur Cardinalvene verlaufenden Vas efferens.

Daß bei *Ceratodus* (G r e i l) und bei *Petromyzon* (H a t t a) die Gefäße des Glomerulus Anschluß an die Cardinalvene gewinnen, habe ich bereits früher erwähnt (1915).

Es ist zunächst sehr schwer, genau den Zeitpunkt festzulegen,

wann die ersten Veränderungen an den Glomerulusarterien und den Cardinalvenen auftreten, die zu einer Verbindung der beiden Gefäße führen. Auch hier kommen offenbar große individuelle Schwankungen vor. Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, daß es oft kaum gelingt, die zarten engen Gefäße Schnitt für Schnitt mit Sicherheit ineinander zu verfolgen, namentlich wenn sie nicht gut gefüllt sind. Außerdem füllen die Gefäße den Glomerulus nicht mehr vollständig aus, sondern sind von Mesenchymzellen umgeben (Fig. 35—37), so daß man Gefahr läuft, Mesenchymücken mit Gefäßen und umgekehrt zu verwechseln.

Das, was zuerst auffällt, sind Ausbuchtungen, welche am dorso-medialen Rand des Cardinalvenennetzes sichtbar werden und sich gegen das dorsale Dach der Leibeshöhle zu vorzuschieben scheinen (Fig. 35*). Sie sind zunächst nur ganz seicht, und eben nur durch den Vergleich mit den Nachbarschnitten als etwas besonderes bemerkbar. Ueber das Coelomdach hinüber reichen sie nicht. Ein entsprechendes Verhalten beobachtet man an den Gefäßen des Glomerulus. Man findet nämlich jetzt häufiger neben dem Gefäß, welches in der freien Spitze des Glomerulus verläuft und das ursprüngliche Längsgefäß darstellt, noch andere Gefäßquerschnitte, die nicht auf bloße Schlängelung der Längsgefäße zurückzuführen sind und die durch ihre besondere Lage an der Stelle, wo das dorsale Coelomepithel in das Epithel des Glomerulus umbiegt, auffallen (Fig. 36 g f und 37 g f). Man gewinnt den Eindruck, als ob hier Gefäße aus dem Glomerulus herausstreben gegen das Cardinalvenennetz zu.

Um die Beziehungen der einzelnen Gefäßstücke zueinander genau feststellen zu können, habe ich vom Vornierenabschnitt der Larve, welcher Fig. 35—37 entnommen sind, jeden einzelnen Schnitt bei 400-facher Vergrößerung gezeichnet und nach diesen Skizzen eine graphische Rekonstruktion in Frontal- und Sagittalprojektion angefertigt. Von einer Reproduktion derselben sehe ich ab; da die Gefäße sich vielfach überdecken, würden die Figuren jede Uebersichtlichkeit einbüßen. Die Larve selbst war 6,8 mm lang. Die beiden dorsalen Aorten vereinigen sich unmittelbar kranial von der Vorniere zum unpaaren Gefäß. Der Glomerulus sitzt in ganzer Länge mit breiter Basis der Aorta auf und reicht nach vorn beiderseits fast bis zum ersten Nephrostom, nach rückwärts noch bis in das nächstfolgende Segment hinein. Auf der rechten Seite stehen die Glomerulusarterien an drei Stellen mit der Aorta in Verbindung und zwar

genau gegenüber dem 2. und 3. Nephrostom und am kaudalen Ende, wo Glomerulusgefäß, Aorta und Dottergefäß auf 2 Schnitten zusammenhängen. An drei Stellen zweigt von dem Hauptstamm des Glomerulusgefäßes ein kleines Gefäß in dorsaler Richtung ab, von welchen das vorderste im kranialen Ende des Glomerulus das deutlichste ist (Fig. 36 g f): das letzte noch kaudal vom 3. Nephrostom gelegene erreicht den dorsolateralen Rand des Glomerulus nicht mehr. Auf der linken Seite ist das Glomerulusgefäß schon etwas reichlicher verzweigt als auf der rechten. Von den Aortenverbindungen sind noch 5 vorhanden und zwar außer den dem 2. und 3. Vornierentrichter entsprechenden eine sehr enge kraniale und eine zwischen dem 3. und 4. Segment gelegene. Kaudal mündet das Glomeruluslängsgefäß breit in die Aorta ein. 6 Schnitte vorher findet sich eine Anastomose vom Glomerulusgefäß zum linken dorsalen Dottergefäß, die in Fig. 37 (g l g—d) gerade getroffen ist; doch kommt an dieser Stelle keine Verbindung mit der Aorta zustande. Gegen den dorso-lateralen Rand des Glomerulus zu verlaufende Aeste sind wiederum 3 zu konstatieren, wovon der am weitesten kaudal gelegene am deutlichsten ausgebildet ist (Fig. 37 g f). Er scheint eigentlich schon dem Glomerulus selbst nicht mehr anzugehören und läßt sich an dieser Stelle über 4 Schnitte verfolgen; dann verschwindet er im Mesenchym. Aber auch in kranialer Richtung hängt er, wie die Rekonstruktion ergab, mit dem Längsgefäß nicht direkt zusammen, so daß eine selbständige Entstehung nicht ausgeschlossen ist. Diese letztere Möglichkeit muß für einen Teil der engen später auftretenden Glomerulusgefäße überhaupt in Betracht gezogen werden; denn ich habe des öfteren leere Gefäßlücken gefunden, die in keiner Richtung mit einem schon fertigen Gefäß in Zusammenhang standen und manchmal gerade an der Stelle gelegen waren, wo späterhin die Verbindung von Glomerulusgefäßen und Cardinalvenen zustande kommt.

In Fig. 38 a—c bilde ich 3 hintereinandergelegene Schnitte ab, von welchen der mittlere (b) ein deutliches Gefäß zeigt (g f), während schon die beiden angrenzenden (a und c) ein solches nicht mehr erkennen lassen. Erst 3 Schnitte weiter kaudal wird wieder ein enges Gefäß sichtbar, das aber nicht mehr an derselben Stelle liegt, sondern um ein geringes in medio-ventraler Richtung verschoben erscheint. Diese letzte Fig. 38 mag zugleich als Illustration dienen für die Schwierigkeiten, die sich bei der Verfolgung entstehender

Gefäße darbieten; man kann hier nicht vorsichtig und kritisch genug an die Untersuchung gehen, um keinen Täuschungen zu unterliegen.

Wenn auch noch keine eigentliche Verbindung zwischen arteriellem und venösem Gefäßsystem besteht, so hat die vorliegende Rekonstruktion doch ergeben, daß die Tendenz zu einer solchen schon besteht und zwar nicht nur an einer, sondern an mehreren Stellen. Eine Gesetzmäßigkeit in der Anlage der Verbindungsgefäße läßt sich jedoch nicht feststellen, nicht einmal ob zunächst mehr die Glomerulusarterien oder die Cardinalvenen daran beteiligt sind; es scheint bald das eine, bald das andere der Fall zu sein. So habe ich bei einem 6,8 mm langen Embryo, bei dem es ebenfalls noch zu keiner eigentlichen Kommunikation zwischen Glomerulus- und Cardinalvenensystem gekommen war, das in Fig. 39 abgezeichnete Bild gefunden. Der Schnitt geht ungefähr durch die Mitte der Vornierenregion hinter dem 2. Nephrostom vorbei und zeigt eine ganz ausgesprochene Vorbuchtung der Cardinalvene gegen den Glomerulus zu, deren Eindruck noch durch mit der Gefäßwand zusammenhängende Mesenchymzellen verstärkt wird. Was die Lokalisation der Verbindungsgefäße in bezug auf die Segmente betrifft, konnte ich ebenfalls zu keinem sicheren Resultat gelangen; doch schien mir, als ob sie die Stelle der Einschnürung zwischen 2 Myotomen bevorzugen würden. Es ist dies auch leicht erklärlich, da an der Stelle seines größten Durchmessers das Myotom die Coelomwand unmittelbar berührt (vgl. Fig. 38 c) und daher kein Raum für entstehende Gefäße vorhanden ist. Ein streng intrametamerer Verlauf läßt sich aber jedenfalls nicht nachweisen.

Von zwei etwas älteren 7 mm langen Larven zeigt die eine noch keine Veränderung des Befundes, bei der anderen dagegen läßt sich jetzt allerdings nur auf der linken Seite tatsächlich eine Verbindung der Glomerulusgefäße mit der Cardinalvene nachweisen. Ich gebe sie in Fig. 40—43 wieder. Zwischen jeder Figur liegt je ein nicht gezeichneter Schnitt. Man erkennt, wie das kleine in Fig. 40 an der Wurzel des Glomerulus gelegene Gefäß (g f) in Fig. 41 etwas mehr nach lateral bis unter die Mitte des Myotoms gerückt ist; in Fig. 42 hat es bereits dessen laterale Kante erreicht, um in Fig. 43 in die Cardinalvene einzumünden. Diese Verbindung liegt zwischen dem 2. und 3. Nephrotom, näher dem zweiten. Am kaudalen Ende des

Glomerulus sind noch beiderseits Kommunikationen mit den Darmgefäßen vorhanden.

Die Entstehung der Cardinalvenen Glomerulusverbindungen erfolgt offenbar sehr langsam, denn bei zwei weiteren 7,1 und 7,2 mm langen Embryonen waren wiederum keine vorhanden, trotzdem die Aorten-Glomerulusverbindungen beiderseits schon auf drei reduziert waren. Bei beiden Embryonen waren jedoch die Ausbuchtungen der Cardinalvene gegen den Glomerulus zu sehr stark ausgeprägt und auf beiden Seiten in der Mehrzahl zu konstatieren.

Der Embryo, bei welchem ich die Verbindungsgefäße zuerst einwandfrei und ohne Mühe beobachten konnte, war bereits 7,8 mm lang. Sie sind in Fig. 44 (g l o c) beiderseits getroffen als zwei schmale Gefäße, welche zwischen Myotom und Peritonealepithel über das Dach der Leibeshöhle vom Glomerulus zur Vornierenregion ziehen. Auf der rechten Seite sieht man ihre Einmündung in das Glomerulusgefäß, auf der linken in die Cardinalvene. Gleichzeitig ist zu beobachten, daß infolge der stärkeren Ausdehnung des Coelomhohlraums das Gefäß länger geworden ist als früher und die Aorta mit den anhängenden Glomeruli durch die Bildung eines Mesenteriums vom Darm abgehoben worden ist. Der abgebildete Schnitt liegt unmittelbar vor der Mündung des 3. Trichters. Sieben Schnitte kranial davon, gerade kaudal vom 2. Nephrostom ist eine weitere Verbindung zwischen Glomerulus und Cardinalvene vorhanden, die aber für eine Zeichnung weniger günstig schien, da sie sich über mehrere Schnitte verteilte. Wir haben also jetzt neben den arteriellen Zuflüssen zum Glomerulus noch zwei venöse Abflüsse, die dem 2. und 3. Vornierensegment angehören. Was erstere bei diesem Embryo anbelangt, so sind bei diesem Embryo außer der Rückmündung des Glomerulusgefäßes in die Aorta links 2, rechts noch 3 Verbindungen vorhanden, und zwar zwischen erstem und zweitem, zwischen zweitem und drittem, bzw. kaudal vom dritten Nephrostom. Die vordersten sind sehr eng, die zwei weiteren sind gerade zwischen die beiden venösen Abflußgefäße eingeschaltet. Am kaudalen Ende zeigt der Glomerulus noch primitive Verhältnisse (Fig. 45). Hier ist die Aorta noch nicht durch ein Gekröse vom Darm abgehoben. Zunächst ist zu bemerken, daß die Glomerulusgefäße wieder in die Aorta zurückmünden (g l a o 4) und daß gleichzeitig eine Verbindung von der Aorta zu den Darmgefäßen (a o d) sowohl nach rechts als nach links zustande kommt. Eine Verbindung zwischen Glo-

merulusgefäßen und Darmgefäßen besteht jedoch nicht mehr. Außerdem beobachtet man auf der linken Seite nochmals ein kleines von der Cardinalvene gegen den Glomerulus zu laufendes Gefäß, das aber blind endigt und weder Aorta noch Glomerulusgefäß erreicht.

Bei einer 8,2 mm langen Larve sind die Gefäße des Glomerulus im einzelnen kaum mehr zu verfolgen. Ein in annähernd gestreckter Richtung verlaufendes Längsgefäß läßt sich nicht mehr herauskonstruieren. Durch zahlreiche Windungen und quere Anastomosen ist es zur Bildung eines Gefäßplexus gekommen, so daß man auf dem Querschnitt meist mehrere Gefäße trifft (Fig. 27). Außerdem sind die Gefäße so zart, daß man sie eben nur als solche erkennen kann, wenn sie mit Blutzellen erfüllt sind oder ihr Lumen klafft. Sind sie dagegen leer und kollabiert, so ist es unmöglich, sie von Mesenchymspalten zu trennen. Dagegen lassen sich die Verbindungen des Glomerulusplexus mit der Aorta immer noch nachweisen. Es sind hier rechts zwei gegenüber dem zweiten und dritten Nephrostom, links dagegen mit Sicherheit nur eine gegenüber dem zweiten Nephrostom vorhanden. Ueber das linke zum dritten Nephrostom gehörige Gefäß konnte ich nicht ins reine gelangen. Es geht von der Aorta eine kleine laterale Ausbuchtung ab, doch gelang es mir nicht sicher, sie in die Glomerulusgefäße hineinzuverfolgen. Kaudal münden die aus dem Plexus kommenden Gefäße wieder in die Aorta ein. Die Verbindung zu den Cardinalvenen liegt beiderseits kranial vom dritten Nephrostom, ist aber hier nur in der Einzahl vorhanden. Doch ist eben auch bei der Kleinheit dieser Gefäße die Möglichkeit des Uebersehens einer weiteren mehr kranial gelegenen Verbindung nicht ausgeschlossen.

Damit ist die eigentliche Anlage des Glomerulus abgeschlossen. Was sich in der Folge noch ändert, sind lediglich Umformungen, bedingt durch die weitere Entwicklung der Bauchorgane. Durch die in kaudaler Richtung fortschreitende Ausbildung des Mesenteriums wird auch an seinem distalen Ende der Glomerulus mit der Aorta vom Darm abgehoben und die venöse Abflußbahn in die Darmvenen dadurch unterbrochen. Dieser Vorgang ist in den beiden zuletzt besprochenen Stadien bereits eingeleitet worden; denn wir haben daselbst das Glomerulusgefäß nicht mehr in die Dottervenen mündend gefunden, sondern wieder direkt in die Aorta. Aber auch diese hinterste Verbindung mit der Aorta wird noch zurückgebildet;

sie ist bei den älteren Larven, die schon Quappenform angenommen haben, nicht mehr vorhanden. Damit verliert der Glomerulusgefäßplexus aber den Charakter des arteriellen Wundernetzes; er stellt dann nur mehr eine lokale Erweiterung eines bestimmten Gefäßbezirkes dar mit arteriellem Zu- und venösem Abfluß.

V. Der vollausgebildete Glomerulus.

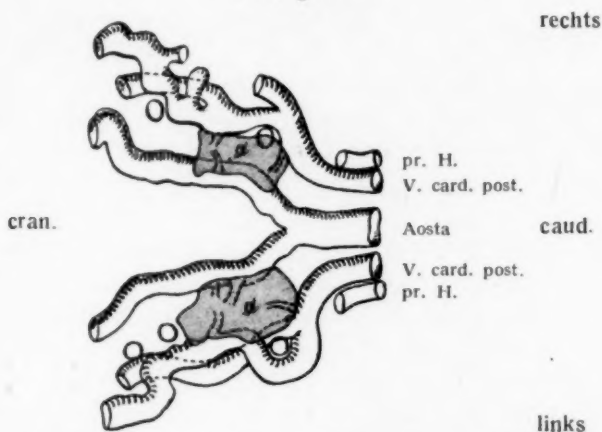
a) Beschreibung des voll ausgebildeten Glomerulus.

Obwohl das mikroskopische Schnittbild eines voll ausgebildeten Glomerulus einen sehr komplizierten Eindruck macht, kann ich mich nach dem Vorhergehenden hier kurz fassen. Ueber die äußere Form ist zunächst zu sagen, daß je mehr der Glomerulus an Breite und Dicke zunimmt, desto größer die Verkürzung ist, die er erfährt. Letztere ist nicht nur relativ, sondern absolut, denn während er sich anfänglich über mehrere Segmente erstreckt, nämlich von der Mitte des vordersten Vornierensegmentes bis hinter das dritte Vornierensegment hinaus, also über mehr als zwei Segmente, reicht er im ausgebildeten Zustand nur noch von einem Nephrostom bis zum nächsten, umfaßt demnach kaum mehr als ein Segment. Hier muß eine Bemerkung über den drüsigen Anteil der Vorniere eingeschaltet werden. Es hat sich mir bei der Durchsicht sehr viel älterer Stadien von Kaulquappen ergeben, daß die Zahl der Trichtermündungen offenbar eine Reduktion erfährt, denn man findet bei den älteren Larven zumeist nur zwei, selten mehr drei auf jeder Seite. Welches der ursprünglichen drei Ostien zugrunde geht, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, da ich den Vorgang der Rückbildung selbst nicht genauer verfolgt habe. Es scheint sich aber zumeist um das vorderste zu handeln, denn der kraniale Pol der Vorniere liegt jetzt nicht mehr unmittelbar hinter dem Ductus Cuvieri in gleicher Höhe mit dem Sinus venosus, sondern in kaudaler Richtung verschoben, und das neue vordere Nephrostom ist nicht mehr am kranialen Pol der Vorniere zu finden, sondern weiter zurück, wo es in den vorderen Abschnitt der Vornierenkammer mündet (Fig. 46 n₁). Der Glomerulus kommt dann gerade zwischen die beiden Nephrostome zu liegen, so daß seine beiden Enden nach vorn und hinten mit einer Trichtermündung zusammenfallen. Wo auf einer der beiden Seiten noch drei Nephrostome vorhanden waren (und dies kommt selbst bei ganz alten Larven gelegentlich noch vor (vgl.

Textfigur 11), lagen die beiden vordersten Nephrostome nicht immer, aber zumeist kranial vom Glomerulus. Auch dies würde dafür sprechen, daß es das vorderste ist, welches der Obliteration anheimfällt.

Fast noch auffälliger als am kranialen Ende ist die Reduktion des Glomerulus an seinem kaudalen Ende, mit welchem er im fertigen Zustand eben bis an das dritte Nephrostom reicht, während er früher noch ein Segment weiter kaudal sich erstreckte. Die Ursache hiefür ist wohl in dem starken Wachstum des Darmkanals zu suchen, der sich in die bei Kaulquappen bekannte Spirale legt, und der mitbedingten Ausbildung des Gekröses, wodurch der Glomerulus von seiner ursprünglichen Lage am Darm abgedrängt wird. Auch die Haftstelle an der Aorta wird bis auf eine kurze Strecke reduziert, so daß sowohl das vordere als das hintere Ende des Glomerulus frei in die Leibeshöhle zu hängen kommen. Das letztere ist etwa doppelt so lang als das erstere.

Textfigur 11.



Rana temp. Glomerulus (Gl.), mit angrenzenden Gefäßen nach einer graphischen Rekonstruktion. 1 : 200 auf $\frac{1}{3}$ verkleinert.

Textfigur 11 ist nach einer graphischen Rekonstruktion einer 9,5 mm langen Larve gezeichnet. Die Gefäße im Glomerulus selbst zu rekonstruieren, war wegen ihrer Kleinheit und ihres komplizierten Verlaufs unmöglich, weshalb ich mich auf die Umrisse seiner äußeren Form und seine Verbindungen mit den Hauptgefäßstämmen

beschränken mußte. Auch der Cardinalvenenplexus zwischen den Vornierenkanälchen ist bereits so ausgedehnt, daß eine flächenhafte Darstellung nicht mehr möglich ist; ich habe daher nur die am weitesten dorso-medial verlaufenden Züge angegeben. Man erkennt aus der Figur (Textfigur 11) ohne weiteres die Lage des Glomerulus zu den Nephrostomen, von welchen rechts nur mehr zwei vorhanden sind. Seine Verkürzung am kaudalen Ende schreitet in den späteren Stadien noch etwas weiter fort; in diesem Stadium hängt er nach hinten nicht frei in die Leibeshöhle, sondern ist noch der Aorta angeheftet. Letztere selbst hat eine Zweiteilung erfahren, so daß sie jetzt wiederum im ganzen Vornierenabschnitt paarig ist. Dieses Verhalten ändert sich nun auch nicht mehr.

Was den Glomerulus selbst anbelangt, so ist seine Oberfläche nicht mehr annähernd kontinuierlich glatt, sondern zeigt mehr oder weniger tiefe Einkerbungen, die in noch älteren Stadien noch ausgeprägter werden, namentlich am vorderen und hinteren frei in die Leibeshöhle ragenden Ende. Sie kommen durch Einfaltungen der Oberfläche zustande; es bleibt aber fraglich, ob eine Oberflächenvergrößerung als Zweck derselben angenommen werden muß, oder ob es sich bloß um Wachstumsprozesse handelt. Das Deckepithel des Glomerulus besteht aus sehr dünnen platten Zellen nach Art von Gefäßendothelien; sie senken sich oft tief in die Kerben ein, so daß sie im Innern des Glomerulus Scheidewände zu bilden scheinen. Der ganze Glomerulus ist erfüllt von einem Wirrwarr von Gefäßen, zwischen denen sich ein lockeres sehr zellreiches Gewebe ausbreitet. Ob die Gefäße netzförmig miteinander anastomosieren oder zu einem Knäuel aufgerollte längere Schlingen darstellen, läßt sich nicht mehr entscheiden. Jedenfalls werden die Gefäße mit zunehmendem Alter der Larve enger und scheinen zum Teil dann auch der Verdünnung anheimzufallen, denn man findet nicht selten degenerierende rote Blutzellen einzeln oder in kleinen Gruppen. Allerdings wäre es auch möglich, daß es sich dabei um aus den Gefäßen ausgewanderte Blutkörperchen handelt; bei der Zartheit der Gefäßwände und der Enge der Kapillaren ist eine sichere Entscheidung unmöglich. Für die Obliteration von Gefäßen spricht aber auch, daß das Bindegewebe später immer mehr zunimmt.

Neben den Gefäßen treten im ausgebildeten Glomerulus noch andere Elemente deutlicher in die Erscheinung. Es sind von Anfang an nicht alle in der Glomerulusfalte vorhandenen Mesenchymzellen

zur Gefäßbildung verbraucht worden und diese geben nun die Grundlage ab für das sich zwischen den Gefäßen entwickelnde Gewebe. Dieses besteht in der Hauptsache aus lockerem Bindegewebe; es kommen aber in dessen Maschen Komplexe eigenartiger ziemlich großer Zellen vor, die entweder zu soliden Haufen gruppiert sind oder sich in Form eines Bläschens mit sehr engem Lumen zusammenschließen. H. R a b l beschreibt bei Urodelen ähnliche Gebilde und bezeichnet sie direkt als aus Epithelzellen bestehend. Ich glaube, daß sie in besonderer Weise umgebildete Mesenchymzellen sind, denn eine Abspaltung von Zellen aus dem Peritonealepithel läßt sich zur Zeit ihres Auftretens nicht mehr beobachten; es ist aber möglich, daß sie in letzter Linie doch aus der Splanchnopleura abstammen, von Zellen, die in ganz frühen Stadien aus ihr ausgewandert waren. Diese epitheloiden Komplexe sind bei *Rana* nicht sehr häufig, aber doch fast in jedem Glomerulus zu finden.

Daneben kommen noch mehr oder weniger zahlreiche Pigmentzellen vor, wie sie bei Anuren im Bindegewebe aller Organe auch sonst zu sehen sind. Unter den Bindegewebszellen fallen einzelne Elemente durch ihre besondere Größe und rundliche Form auf, die weißen Blutzellen sehr ähnlich sehen. Ob sie in loco entstanden oder eingewandert sind, vermag ich nicht anzugeben; beides ist möglich. Vermutlich sind sie mit dem von F i e l d beschriebenen epitheloiden Zellen identisch. F i e l d hat auch gelegentlich kleine Blutbildungsherde im Glomerulus beobachtet. All diese Befunde sprechen jedenfalls dafür, daß der Glomerulus nicht lediglich einen Gefäßknäuel darstellt, sondern daß auch andere Elemente an seiner Funktion beteiligt sind. Selbst F i l a t o w, der ihnen den komplizierten Aufbau aus einzelnen Gefäßen ganz abspricht, betont den besonderen Reichtum an Leukozyten in seinem Lumen und seiner Wand.

Eine eigentliche abgeschlossene Vornierenkammer ist bei *Rana* nicht vorhanden; der Glomerulus selbst berührt außer an seiner Anheftungsstelle die Leibeshöhlenwand nirgends und infolgedessen kommt es auch nicht zu einer Verwachsung mit derselben und der Abtrennung einer besonderen Vornierenkammer. Dagegen bildet sich im vordersten Abschnitt der Vornierenregion eine Scheidewand aus, welche vom ventralen, lateralen Umfang der Aorta entspringt, quer durch die Leibeshöhle zieht und sich am Peritonealüberzug der Vorniere ansetzt (Fig. 46*). Auf diese Weise wird ein dorsaler klei-

ner Abschnitt der Leibeshöhle von dem ventralen großen Gesamt-
raum abgetrennt. In den hinteren zwei Dritteln der Vornieren-
region besteht diese Scheidewand nicht, so daß man um ihren kau-
dalen freien Rand herum aus der allgemeinen Leibeshöhle in das
vordere dorsale abgetrennte Stück gelangen kann. Die besondere
Abtrennung dieses dorsalen kleinen Abschnitts stellt offenbar einen
Versuch dar zur Bildung einer eigenen Vornierenkammer, deren
endgültiger Abschluß aber nicht mehr zustande kommt. In die ab-
gegrenzte Vornierenkammer mündet das vordere Nephrostom
(Fig. 46 n 1), während das hintere sich in die allgemeine Leibeshöhle
eröffnet. Auch der Glomerulus ragt mit seinem kranialen Ende in
die Vornierenkammer; hier kommt er dann etwas dorsal von der
Aorta zu liegen (Fig. 46) und haftet auch am latero-dorsalen Umfange
derselben. Kaudal von der trennenden Scheidewand hängt er frei
in den Coelomraum hinaus und seine Ansatzstelle ist etwas in ven-
traler Richtung verschoben.

Am meisten werden uns die zu- und abführenden Gefäße inter-
essieren. Dieselben sind auf der Rekonstruktion von Textfigur 11
eingezeichnet. Auf der linken Seite gehen von der Aorta aus noch
zwei Äste in den Glomerulus, von welchen aber der vordere sehr
schwach und kaum auf einem Schnitt zu erkennen ist; auf der
rechten Seite ist überhaupt nur mehr ein Aortenast vorhanden.
Sie befinden sich rechts wie links ungefähr in der Mitte der Anhef-
tungsstelle. Die Abflüsse zu den Cardinalvenen sind dagegen beider-
seits noch in der Zweizahl vorhanden. Die kranialen Gefäße liegen
etwa den Aortenästen gegenüber; die kaudalen finden sich ganz
am hinteren Ende des Glomerulus und zeigen meist keine quere
Verlaufsrichtung mehr, sondern gehen schräg von vorn medial
nach hinten lateral.

Untersucht man noch ältere Stadien, als das der Textfigur 11
zugrunde liegende, das schon Quappenform zeigt, so findet man
zunächst, daß der vordere Cardinalvenenast noch vollständig rück-
gebildet wird. Der Abfluß am kaudalen Ende bleibt bestehen, wird
aber in seiner Form auch noch etwas modifiziert. Es sammelt sich
nämlich das Blut am hinteren Ende der Wurzel des Glomerulus in
zwei bis drei größeren Kapillaren, die zu einer einzigen zusammen-
fließen, welche dann noch eine kleine Strecke weit parallel der Aorta
nach rückwärts verläuft und sich am hinteren Pol der Vorniere,
wo der primäre Harnleiter sich der Aorta anschließt, mit der sehr

klein gewordenen Cardinalvene vereinigt. Dieser rückwärtige Abfluß ist meist ganz gut zu konstatieren, wenn auch die Verfolgung der kleinen dünnen Gefäße häufig genug Schwierigkeiten macht. Anders steht es dagegen mit dem Zufluß von der Aorta her. Trotzdem die Wand der Aorta nicht mehr aus einem einfachen Endothel besteht, sondern meist schon zwei bis drei Schichten aufweist, ihre Konturen also ganz leicht zu verfolgen sind, gelingt es kaum mehr, ein Gefäß von der Aorta in den Glomerulus hinein aufzufinden. Von 20 untersuchten Larven habe ich nur einmal beiderseits und dreimal nur auf einer Seite mehr ein Aorten-Glomerulusgefäß einwandfrei feststellen können und der Vergleich der Larven in bezug auf ihre Länge hat ergeben, daß dies bei den kürzesten, also jüngsten der Fall war. Es scheint demnach, daß mit der Zeit der Zufluß von Blut in den Glomerulus von der Aorta her ganz aufhört. Vielleicht ist dies bereits der Anfang für die Rückbildung des Glomerulus überhaupt. Denn bei all den letzteren untersuchten Larven war die Urniere schon angelegt und bei den älteren Stadien auch sicher schon funktionsfähig.

Die Verbindungen von den Gefäßen des Glomerulus zu den Gefäßen des Darms sind selbstverständlich längst gelöst.

Kurz zusammenfassend kann also über den Vornierenglomerulus, der auf der Höhe seiner Entwicklung steht, gesagt werden, daß er besteht

1. aus einem dichten Netz kapillarer Gefäßschlingen, zwischen welche Zellelemente verschiedener Art eingeschaltet sind;
2. der Zufluß zu diesem Netz erfolgt mittels eines Gefäßes von der Aorta aus, welches ungefähr in der Mitte in den Glomerulus eintritt;
3. der Abfluß des Blutes kommt am kaudalen Ende des Glomerulus zustande vermittels eines Gefäßes, welches auf einem kurzen Umweg in die Vena cardinalis posterior führt.

b) Vergleich mit dem Glomerulus der Urodelen.

So verschieden auch die Ausgestaltung im einzelnen sein mag, ergibt sich doch eine große Uebereinstimmung im Bau des Glomerulus von Anuren und Urodelen, die vor allem in der Anlage sehr deutlich wird. Was zunächst die Gefäße des Glomerulus anbelangt, so habe ich bei Urodelen jederseits zwei in ventraler Richtung von der Aorta ausgehende Gefäßchen gefunden, die in ihrer Lage den

beiden Nephrostomen entsprachen. Ihre Richtung war leicht gegeneinander konvergierend, so daß das kraniale Gefäß mehr in kaudaler, das kaudale mehr in kranialer Richtung verlief. Beide traten mit einem gleichzeitig sich anlegenden parallel der Aorta verlaufenden Längsgefäß in Verbindung, so daß zunächst jederseits von der Aorta eine einfache Schlinge entstand, welche sich zwischen den beiden Nephrostomen erstreckte (vgl. Textfigur 12 meiner früheren Arbeit). Vergleicht man hiemit Textfigur 6, so zeigt sich, von der noch vorhandenen Paarigkeit der Aorta abgesehen, ein ganz ähnliches Bild: ein beiderseits der Aorta parallel verlaufender Längszug, durch Quergefäße mit der Aorta verbunden. Aber auch die Verschiedenheiten werden sofort deutlich. Während wir bei *Salamandra* nur zwei den beiden Nephrostomen entsprechende Quergefäße finden, sind es hier von Anfang an mehrere, so daß zumeist zwei auf jedes Segment treffen. Ein weiterer nicht unwesentlicher Unterschied liegt ferner darin, daß das Längsgefäß, das vorderste Nephrostom meist nicht erreicht, dieses daher kein eigenes Quergefäß besitzt. Dennoch glaube ich aus vereinzelt im beschreibenden Teil erwähnten Befunden schließen zu dürfen, daß das Glomeruluslängsgefäß einstmals weiter nach vorn reichte und auch hier mit der Aorta in Verbindung stand, so daß die Annahme einer segmentalen Anlage der Vornierenquergefäße bei Amphibien mir nunmehr als gesichert erscheint. Der Umstand, daß wir bei *Rana* schon frühzeitig mehr als drei solcher Verbindungsgefäße finden, ändert an dieser Annahme nichts; denn auch bei den Urodelen bleibt die Verbindung des Längsgefäßes mit der Aorta an nur zwei Stellen nur ganz kurze Zeit bestehen; dann bilden sich ebenso wie bei *Rana* noch mehrere Quergefäße aus, so daß aus der ersten einfachen Schlinge ein Gefäßplexus entsteht, der dem älteren Stadium von *Rana* sehr ähnlich ist (vgl. Textfigur 13) von *Salamandra atra* mit Textfigur 8 von *Rana temp.*). Wie bei *Salamandra*, so werden auch bei *Rana* die Verbindungsgefäße zur Aorta wieder reduziert bis auf eines oder zwei, so daß wir in bezug auf die Aorten-Glomerulargefäße bei beiden Gattungen der Amphibien völlige Gleichheit finden. Nur eines Unterschiedes ist noch zu gedenken. Es hat sich im Verlauf der Untersuchungen gezeigt, daß bei *Rana* während der Entwicklung am kaudalen Ende des Glomerulus das Längsgefäß seinen Zusammenhang mit der Aorta löst, um direkt in die Dottervene einzumünden (Textfigur 7 a und b und 8); dadurch geht der Charakter des ar-

teriellen Wundernetzes einigermaßen verloren. Dies ist bei Salamandra nicht der Fall; hier laufen die Glomerulusgefäße immer wieder in die Aorta zurück. Ob hierin allein ein wesentlicher Unterschied erblickt werden darf, mag dahingestellt bleiben; jedenfalls ist dieser Zustand bei Rana nur ein ganz vorübergehender. Möglicherweise ist er nur durch lokale äußere Einflüsse bedingt, vielleicht aber auch stellt er ein Uebergangsstadium dar zu einem neuen Zustand, der dann allerdings grundsätzlich von demjenigen der Urodelen abweicht, das sind die Beziehungen des Glomerulus zu den Cardinalvenen. Bei Urodelen kommt es überhaupt nicht zu solchen, wenigstens bei den von mir untersuchten Arten und bis zu dem verfolgten Entwicklungsstadium. Bei Rana jedoch treten, sobald der Zusammenhang mit den Darmgefäßen infolge der Weiterentwicklung des Gekröses gelöst werden muß, neue Gefäße auf, welche eine Verbindung der Glomerulargefäße mit den Cardinalvenen herbeiführen, zunächst jederseits mindestens zwei, später nur noch eines am kaudalen Ende des Organs. Wodurch diese Differenz bedingt sein könnte, dafür fehlt mir jegliche Erklärung; ich muß mich also hier lediglich auf die Konstatierung der Tatsache beschränken. Es bleibt demnach bei Urodelen die Gefäßanlage des Glomerulus ein arterielles Wundernetz für die Dauer seines Vorhandenseins, während bei Rana dieser Charakter völlig verloren geht, nachdem durch die Kommunikation mit den Darmvenen schon vorher ein Versuch hierzu gemacht worden war, so daß sich schließlich der Glomerulus in nichts von einem gewöhnlichen Kapillarnetz unterscheidet. Sollte hierin vielleicht ein Anhaltspunkt für eine Verschiedenheit der Funktion gegeben sein? Ich glaube nicht, daß man so weit in der Annahme gehen darf; es läßt sich auch gar nicht angeben, ob das Fehlen der Cardinalvenen-Glomerulusverbindungen bei Urodelen einen primitiveren Zustand darstellt, oder ob diese Gefäße früher vorhanden waren und wieder unterdrückt worden sind, so daß wir bei den Anuren die ältere Form der Gefäßanordnung vor uns hätten. Jedenfalls zeigen auch die Vornierenglomeruli bei den apoden Amphibien ein aus der Aorta kommendes Vas afferens und ein zur Cardinalvene führendes Vas efferens (*Hypogeophis* *rost. r* [*Brauer*]) und ebenso kommt es auch bei phylogenetisch einfacheren Formen, die eine funktionierende Vorniere besitzen (*Petromyzon* [*Hatta*] und *Ceratodus* [*Greil*]) zur Verbindung von Glomerulusgefäßen und Cardinalvenen.

Ein weiterer Unterschied, der aber meiner Ansicht nach weniger ins Gewicht fällt als die Verschiedenheit der Beziehungen zur Cardinalvene, ist gegeben in dem Auftreten der Glomerularfalte. Aus meinen früheren Untersuchungen geht hervor, daß bei Urodelen die Glomerulusgefäßschlingen primär sich anlegen und erst nachträglich über ihnen die Splanchnopleura sich als Falte erhebt und sie vom Darm abzieht. Bei den Anuren dagegen erfolgt die Anlage der Gefäße gleichzeitig mit der Erhebung der Falte, welcher Prozeß in annähernd kranio-kaudaler Richtung vor sich schreitet. Es mag dies vielleicht ein Hinweis darauf sein, daß das eigentliche Wesen des Glomerulus nicht in der Gefäßschlinge allein begründet ist, sondern daß auch das Leibeshöhlenepithel sich aktiv an der Bildung desselben beteiligt und für seine weitere Funktion wichtig wird. Bei den Salamandrinen sind eben beide Vorgänge zeitlich etwas verschoben, aber in gleicher Weise vorhanden wie bei den Anuren.

Auch das Vorkommen besonderer Zellen zwischen den Gefäßschlingen des ausgebildeten Glomerulus läßt sich wie bei Anuren auch bei den Urodelen nachweisen (vgl. Field und H. Rabl).

c) Ableitung seiner Gefäße. Vergleichendes.

Es ist naheliegend auch für einen Vertreter der Anuren die Glomerulusgefäße auf ein einfaches entwicklungsgeschichtlich begründetes Schema zurückzuführen, ähnlich wie es Felix 1906 in seiner Besprechung der Vorniere im Hertwigschen Handbuch für niedere Wirbeltiere und 1910 als Einleitung zur Darstellung der primitiven Gefäßbahnen bei menschlichen Embryonen und Rückert (1917) neuestens für *Torpedo* getan hat. Zwar hat v. Möllendorff bereits 1911 für *Bombinator* einen derartigen Versuch unternommen; da jedoch seine Resultate in wesentlichen Punkten von den meinigen differieren, halte ich es nicht für unangebracht, nochmals darauf einzugehen und mich zugleich mit ihm auseinanderzusetzen.

v. Möllendorff nimmt in ganz jungen Stadien drei in der Längsrichtung des Körpers verlaufende Gefäßzüge an: Aorta, Cardinalvenen und Dottergefäßnetz, die durch zahlreiche Quergefäße miteinander verbunden sind. Diese letzteren „haben einen gemeinsamen Ursprung von der Aorta, gabeln sich jedoch an der dorsalen Kante der Seitenplatte, um einerseits in das Cardinal-

andererseits in das Dottervenensystem zu münden. Diese Quergefäße sind in der ganzen Längsausdehnung des Darmes angelegt, von der Kiemenregion anfangend bis nach hinten in das Gebiet des Schwanzdarms in ununterbrochener Reihenfolge.“ Damit komme ich unmittelbar auf einen der wesentlichsten Differenzpunkte zwischen mir und v. Möllendorff zu sprechen, denn ich konnte, wie gesagt, keine primäre Verbindung zwischen Aorta und Cardinalvene finden, von den spärlichen freien Mesenchymzellen, die ich früher erwähnte, abgesehen. Jedoch stehe ich mit diesem negativen Befund nicht vereinzelt da, auch die früheren Untersucher (Field, Filatow, H. Rabi, Brauer, Hatta, Greil u. a.) erwähnen nichts davon, wenn sie nicht sogar ausdrücklich das Fehlen derartiger Gefäße betonen. Der einzige, der bis zu einem gewissen Grade mit v. Möllendorff übereinstimmt, und auf den er sich auch beruft, ist Houssey; nur bringt letzterer beide Gefäße in genetischen Zusammenhang, indem er angibt, daß aus den segmental angeordneten Parablastomeren Bläschen entstehen, aus welchen durch Zweiteilung Aorta und Cardinalvenen hervorgehen, die aber noch lange durch ein Verbindungsgefäß miteinander kommunizieren. Diese Rami reunientes bringt er, zusammen mit ebensolchen segmental angeordneten Aesten von der Cardinalvene zur Subintestinalvene, in Parallele mit den P. Mayerschen Darmgefäßen; da bei dieser Einteilung aber gar keine Berücksichtigung des Coeloms sowie der hinter dem Ductus Cuvieri gelegenen Vorniere vorgelegen hat und die Figuren auch nicht immer mit den Beschreibungen voll in Einklang stehen, worauf übrigens auch v. Möllendorff hinweist, müssen seine Resultate mit größter Vorsicht aufgenommen werden. Auch die Dottergefäße sind in ihrer Entwicklung und ihren Beziehungen zum übrigen Gefäßsystem kaum hinreichend gewürdigt. Daß ich Housseys Rami reunientes nicht anerkennen kann, ergibt sich aus meiner früheren Beschreibung und daß er die Quergefäße P. Mayers in ihrer Bedeutung mißverstanden hat, wird sich bei der Besprechung derselben zeigen.

Die Beobachtungen Brauers an Gymnophionen, die v. Möllendorff ebenfalls als Stütze für seine eigenen Ausführungen heranzieht, kommen hier insofern nicht in Betracht, als Brauer die Vasa efferentia der Glomeruli in die Cardinalvene nur für den fertigen Glomerulus beschreibt, ohne anzugeben, wie und wann sie sich anlegen. Es kann sich hier ebensogut erst um später auf-

tretende Gefäße handeln, wie bei *Rana*; die in der „Zwischenzone“ zwischen Vorniere und Urnieren abgehenden Aortenfortsätze anastomosieren nach seiner Angabe mit den Cardinalvenen nicht. Ob das von Brauer beschriebene unter der Vorniere verlaufende Längsgefäß, das sowohl mit den Glomerulargefäßen als auch den Darmgefäßen in Verbindung tritt, mit dem Längsgefäß der Vorniere homologisiert werden darf, oder ob es einem besonderen sekundär modifizierten Abschnitt der Cardinalvene entspricht, darüber möchte ich mich bei meiner Unkenntnis des Materials eines Urteils enthalten.

Weiterhin finden sich noch zwei Bemerkungen in der Literatur über einen direkten genetischen Zusammenhang von Aorta und Cardinalvene. Die eine, von Grafe beim Hühnchen beobachtete Entstehung der Cardinalvene aus metameren Aussackungen der Aorta interessiert uns hier kaum, da der Zusammenhang zwischen beiden Gefäßen alsbald wieder gelöst wird. Wichtiger ist die Angabe von Hattas, die *Petromyzon* betrifft. Leider sind Hattas Ausführungen nicht genügend klar und erschöpfend; er betont aber selbst, daß das Auffinden dieser Verbindung ihm nur sehr schwer und nur für die vordere Cardinalvene (*Vena jugularis*) gelungen sei; es scheint demnach auch hier die Verbindung, wenn sie wirklich vorhanden war, nur eine ganz vorübergehende zu sein, die mit den „Lateralästen“ v. Möllendorffs nichts gemein hat. Bei letzterem Autor vermißt man wiederum genaue Angaben über die Entstehung dieser Äste, in Zusammenhang mit der Entwicklung der Aorta und der Cardinalvenen; er vermutet nur aus dem Vorhandensein derselben eine engere genetische Zusammengehörigkeit der beiden, deren Nachweis ihm nicht gelungen ist.

Auf die später erst auftretenden Verbindungen zwischen Glomerulusgefäßen und Cardinalvenen komme ich weiter unten noch zurück. Wenn v. Möllendorff richtig beobachtet hat, so würden in den von ihm beschriebenen Quergefäßen keine einfachen Darmquergefäße mehr zu suchen sein. Diese letzteren sind durch drei Kriterien bestimmt: sie verbinden dorsales und ventrales Längsgefäß, sie sind metamer angeordnet und sie zeigen Beziehungen zum Entoderm insofern, als sie ihm direkt aufliegen, also unter der Splanchnopleura verlaufen. P. Mayer (1887), der die Quergefäße zuerst bei Selachiern beschrieb, hat schon erkannt, daß dieselben in der Vornierengegend segmental, kaudal davon aber höchst

wahrscheinlich nicht segmental angeordnet sind. Diesen Punkt hat dann H a t t a (1908) für *Petromyzon* vervollständigt. In so einfacher Form allerdings, wie sich die Quergefäße durch genaue Erfüllung aller dieser Bedingungen darstellen würden, findet man sie selbst bei den niedersten Wirbeltieren nicht mehr durchgängig vor. Es sollte ja damit auch nur eine Möglichkeit gegeben werden, die ersten Gefäßbahnen auf einen bei Wirbeltieren noch ähnlich realisierten Typus, den Annelidentypus, zurückführen zu können. Für die Quergefäße in den kaudalen zwei Rumpfdritteln ist dies bei sehr jungen Larven noch bis zu einem gewissen Grade möglich, wie ich es früher für *Salamandra atra* und Axolotl gezeigt habe; dagegen weichen die Quergefäße der Vornierenregion schon so sehr von dem einfachen Typus ab, daß es meist nicht mehr ohne weiteres gelingt, dieselben auf ihn zu beziehen, und ganz besonders fällt hier ins Gewicht, daß sie das ventrale Längsgefäß nicht mehr erreichen, also eigentlich gar keine Darmquergefäße mehr sind. Auf diesen letzteren Punkt hat R ü c k e r t für *Torpedo* (1917) in ausdrücklicher Weise hingewiesen und auch den vielfach begangenen Irrtum geklärt, sie als echte Darmgefäße anzusprechen. R ü c k e r t unterscheidet mithin streng zwischen zwei Gruppen von Quergefäßen: solchen der Vorniere und solchen des Darmes, obwohl bei *Torpedo* die Verhältnisse insofern noch einfacher liegen, als nur ein Abschnitt des Vornierenquergefäßes zur Bildung des Glomerulus Verwendung findet, nicht das ganze Quergefäß selbst. Dafür kommt aber hier als neue Komplikation, wenigstens auf der rechten Seite, die Ausbildung der mächtigen Dotterarterie dazu, die mit den Vornierenquergefäßen in Verbindung tritt, und endlich noch als weitere Abweichung der Umstand, daß die letzteren zwischen den Urwirbelstielen hindurchtreten und nicht medial an ihnen vorbeigehen, wie es der Idealzustand fordern würde. Aus all dem geht zur Genüge hervor, daß die Vornierenquergefäße der Selachier gegenüber den primitiven Darmquergefäßen bedeutende Modifikationen aufweisen; doch hat R ü c k e r t auch gezeigt, daß sie ihrer Anlage nach noch mit Vornieren-Darmquergefäßen in Beziehung stehen, da sich die sie verbindende Längskommissur (Anfangsstück der Dotterarterie) als ein Abschnitt des Dottergefäßsystems entwickelt (vgl. seine Textfiguren F und G).

Bei den von mir beschriebenen Salamandrinen kommen entsprechend den beiden Vornierenostien nur zwei Vornierenquerge-

fäße zur Anlage. Diese könnten zwar zunächst als echte Darmgefäße aufgefaßt werden, indem sie zwischen Darm und Splanchnopleura verlaufen; sie treten aber mit dem übrigen Dottergefäßsystem überhaupt nicht in Verbindung, trotzdem auch sie durch eine Längskommissur miteinander zusammenhängen. Aber diese letztere entsteht, wie aus meinen Rekonstruktionsbildern (Fig. 28 und 34 und Textfiguren 12 und 13) hervorgeht, vollkommen selbstständig und nicht als ein Teil des Dottergefäßsystems und es erscheint sehr zweifelhaft, ob man das Längsgefäß als einen in kranialer Richtung verschobenen Teil der dorsalsten Dottervene auffassen darf, da letztere sich ununterbrochen vom Sinus venosus nach rückwärts verfolgen läßt, noch zu einer Zeit, während die Vornierenlängskommissur schon ausgebildet ist; die Dottervene liegt eben in der Vornierenregion weiter ventral am Darm. Mithin kommt es bei den Urodelen zwar nicht mehr zur Anlage eigentlicher Darmquergefäße; da aber sowohl die Vornierenquergefäße als ihre Längsanastomose sich noch als Darmgefäße anlegen, ehe sie durch die Ausbildung der Splanchnopleurafalte vom Darm abgehoben werden, glaube ich, daß man sie gleichwohl ansprechen darf als ursprünglich aus echten Vornierendarmgefäßen hervorgegangen, deren ventraler Teil, weil nicht notwendig, nicht mehr ausgebildet worden ist. Daß zwischen dem Vornierenlängsgefäß und der dorsalen Dottervene noch eine Anlage von Gefäßen möglich gewesen wäre, halte ich für bewiesen durch das Vorkommen freier Mesenchymzellen zwischen Darm und Splanchnopleura an dieser Stelle, worauf ich mehrfach hingewiesen habe.

Auf die Vornierengefäße der Anuren möchte ich etwas ausführlicher eingehen. Zunächst kommen wieder ihre Beziehungen zum Darm in Betracht. Es hat sich aus der Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien ergeben, daß ihre Entstehung in engster Beziehung steht zu der Entwicklung der Aorta, doch nicht so, daß sie zunächst als ventrale Ausbuchtung derselben auftreten, sondern sie zeigen eine mehr oder weniger selbständige Genese aus eigenem Mesenchymmaterial und zwar lassen sich Längsgefäß und Quergefäße nahezu als gleichzeitig erscheinend beobachten. Ihre Lage zum Darm ist aber dieselbe wie bei den Salamandrinen; denn daß sie von Anfang an schon etwas weiter vom Darm abliegen als bei letzteren, ist bedingt durch die frühzeitiger erfolgende Abhebung der Splanchnopleura zur Glomerularfalte; sie bleiben deswegen

trotzdem zwischen Darm und visceralem Coelomblatt, durch die Leibeshöhle von der Vorniere getrennt. Sie sind also in dieser Beziehung echte Darmgefäße, aber eben nur auf einem ganz kleinen Abschnitt des Darms.

Was den zweiten Punkt, ihre Metamerie, anbetrifft, so ist dieses Objekt zur Entscheidung der Frage weniger günstig als Salamandra. Dort fanden wir zwei Quergefäße jedem Nephrostom entsprechend; hier hatten wir drei zu erwarten gehofft, da die meisten Vertreter der Anuren drei Trichtermündungen besitzen. Diese Erwartung hat sich nicht erfüllt; denn wir zählen zu einer Zeit, wo das Längsgefäß noch ein einfaches ungeschlängeltes Rohr darstellt, jederseits mindestens 5 Verbindungen zwischen ihm und der Aorta (vgl. Textfiguren 4—8). Nun könnte man schließlich annehmen, daß zuerst drei Quergefäße angelegt werden, entsprechend den drei Vornierensegmenten und daß die übrigen Verbindungen mit der Aorta nachträglich auftreten, so wie es bei Salamandra in der Tat der Fall ist, wenn sich die primitive Glomerulusschlinge zum Plexus auflöst. Geht man aber auf ganz junge Stadien zurück, welche die Gefäße in ihrer zelligen Vorstufe zeigen, so ergibt sich wohl eine allgemeine Ausdehnung der Mesenchymzellen, die den Bezirk der Aorta und Glomerulusgefäße kennzeichnet, die aber vorerst nicht gestattet über die Zahl der Gefäße irgendwelche Schlüsse zu ziehen. Und wenn dann die endothelialen Röhren sich herausbilden, so treten sie erstens fast alle gleichzeitig auf, und zweitens halten sie in bezug auf ihre Genese auch keine bestimmte Reihenfolge ein, so daß man bald die kranialen, bald die kaudalen früher durchgängig findet. Kommt es dann wirklich vor, daß man einmal beim Zählen der Quergefäße in diesen Entwicklungsstadien auf einer Seite gerade drei findet, so ist dies ein bloßer Zufall, und es ist damit auch noch lange nicht gesagt, daß diese drei auch den drei Vornierensegmenten entsprechen; es können ebensogut zwei in einem Segment vorhanden sein, während ein anderes des Quergefäßes noch vollständig entbehrt. Auf dem Weg der Genese ist also der Metamerie der Quergefäße nicht beizukommen; auch ihre Lage zu den Urwirbelstielen läßt sich nicht mehr bestimmen, da letztere um diese Zeit längst nicht mehr vorhanden sind; es bleibt also nur übrig, sie auf die Nephrostome zu beziehen. Hier läßt sich auch eine gewisse Regelmäßigkeit ihrer Lage erkennen, die eine segmentale Anordnung der Quergefäße anzunehmen gestattet. Betrachtet man Textfigur 6 und 8,

so zeigt sich, daß je ein Quergefäß dem zweiten und dritten Nephrostom gegenüberliegt, während das erste keines oder meist keines besitzt; die drei übrigen Paare liegen dazwischen. (Ich verweise auf die ausführliche Schilderung im beschreibenden Teil, auch bezüglich der dazwischen liegenden Stadien.) Mithin kämen auf jedes Segment 2 Quergefäße, nicht nur eines, wie bei *Salamandra*. Dadurch würde zwar an sich die segmentale Anordnung nicht gestört; es fragt sich nur, welches von den beiden dem Vornierenquergefäß anderer Wirbeltiere homolog ist. Hierfür läßt sich vielleicht ein Anhaltspunkt gewinnen aus den Rückbildungserscheinungen, die an den Quergefäßen auftreten. Denn bei *Rana* können Reduktionsprozesse an denselben schon beobachtet werden, noch ehe es zur Bildung eines diffusen Glomerularplexus gekommen ist; hier sind also die Verhältnisse leichter zu übersehen, wie bei *Salamandra*. Aus Textfiguren 4 und 8 sowie aus der vorausstehenden Beschreibung geht hervor, daß allerdings nicht mit absoluter Regelmäßigkeit aber doch zumeist diejenigen Quergefäße zuerst sich zurückbilden, die zwischen den Nephrostomen gelegen sind, so daß man vielleicht doch nicht allzu fehl geht, wenn man die den Trichter-mündungen gegenüber gelegenen Quergefäße mit denjenigen von *Salamandra* homologisiert. Freilich ergibt sich daraus sofort auch ein Unterschied gegenüber den Selachiern. Faßt man nämlich die Mündung des Vornierenkanälchens in die Leibeshöhle als die Stelle auf, an welcher der Urwirbelstiel ursprünglich mit der Seitenplatte in Zusammenhang stand, so würden die Quergefäße der Vorniere bei den Amphibien nicht intermetamer wie bei den Selachiern verlaufen, wo sie zwischen den Urwirbelstielen hindurchgehen (Rückert); doch ist dieser intermetamere Verlauf bei den Selachiern möglicherweise in der lateralen Richtung begründet, die diese Gefäße einschlagen; sie können hier keinen anderen Weg nehmen als zwischen den Urwirbelstielen hindurch, die viel länger erhalten bleiben als bei Amphibien. Kurz zusammengefaßt läßt sich also über die Vornierengefäße von *Rana* sagen, daß sie auch das zweite für Quergefäße verlangte Merkmal, die segmentale Anordnung, erkennen lassen, wenn auch in etwas modifiziert, insofern auf einen Urwirbel zwei Quergefäße treffen.

Schwieriger zu entscheiden ist die Frage nach den Beziehungen zum venösen Längssystem am Darm bzw. zur inneren Randvene des Dottergefäßnetzes. In ganz jungen Stadien, wie eines in Text-

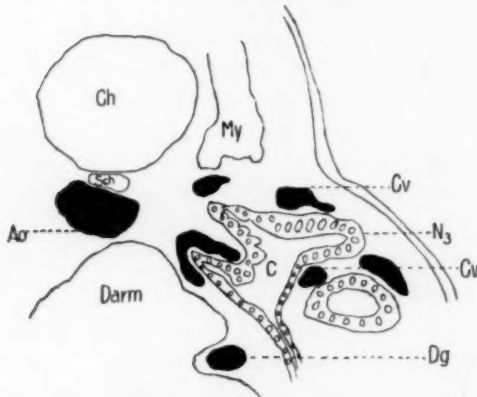
figur 1 veranschaulicht ist, scheinen dieselben Verhältnisse vorzuliegen wie bei Salamandra. Das Gebiet der Aorta und der Glomerulusgefäße ist von dem Gebiet der kaudalen Herzschenkel und der daraus hervorgehenden Dottervenen vollständig getrennt. Das nur wenig ältere Stadium von Textfigur 2 dagegen bringt aber bereits eine Aenderung insofern, als die Zahl der freien Mesenchymzellen zwischen dem dorsalen und ventralen System bedeutend vermehrt erscheint, obwohl die ventralen Dottergefäße selbst hier noch nicht so weit entwickelt sind, als bei dem jüngeren Embryo von Textfigur 1. Durch diese reichliche Ansammlung von Mesenchymmaterial ist die Möglichkeit einer Annäherung ohne weiteres gegeben; und es scheint sogar, als ob in Textfigur 2 sowohl auf der rechten als auch der linken Seite die eben angedeuteten Vornierengeräße sich durch richtige Zellstränge in ventraler Richtung fortsetzen würden, die jedoch ebenfalls das ventrale Gefäß nicht vollständig erreichen. Leider läßt sich mit diesem an sich so willkommenen Befund sehr wenig anfangen, da diese Zellstränge alsbald wieder verwischt werden, indem ihre Elemente sich auflösen und ausbreiten. Der weitaus größte Teil der kranial von der Vorniere und noch im Bereich ihrer vorderen Abschnitte gelegenen Mesenchymzellen wird zur Bildung der beiden hintersten Aortenbogen, die bei Rana sehr spät und schon etwas modifiziert auftreten, verbraucht, wie dies in einer neueren Arbeit von v. Möllendorff geschildert worden ist, auf die ich hier nicht weiter eingehe. Der Rest bleibt eben am Darm liegen und tritt weder zu den Vornierengeräßen noch zum Dottergefäßnetz in nähere Beziehung. Zwar kommt es ebenso wie bei Salamandra und Axolotl, auch bei Rana temp. noch nachträglich zu einer Verbindung zwischen dorsalem und ventralem System im Bereich der Vorniere (Textfigur 5 a und 7 a), wie bereits früher beschrieben; doch geht dieses Gefäß direkt von der Aorta aus ventral von den Glomerulusgefäßen vorbei. Es ist möglich, daß es das jüngste Stadium der Art. mesenterica darstellt; ich muß aber die Frage offen lassen, da ich es nicht weiter verfolgte. Mit den Glomerulusgefäßen, die in diesen Stadien schon wohl ausgebildet sind, kommuniziert es sicher nicht mehr; aber es steht auch in keiner Beziehung zu einer ventral von der Aorta gelegenen dorsalen Längsanastomose der Dottergefäße, die v. Möllendorff beschreibt. Ich konnte bei meinen jungen Stadien eine derartige Längskommissur weder im Gebiet der Vorniere noch un-

mittelbar kaudal davon nachweisen. v. Möllendorffs Abbildung 23 ist zu unklar, um einen Beweis dafür zu liefern; es könnte sich hier ebensogut um eine Lücke zwischen den lockeren Mesenchymzellen handeln. v. Möllendorff läßt die Art. mesenterica nicht direkt aus Glomerulargefäßen entstehen, sondern die dorsale Längsanastomose der Dottergefäße kommuniziert mit der Aorta durch kleine ventrale Aeste, die von den seitlichen Quergefäßen abgehen. Diese kommen entsprechend seiner Beschreibung auch im Bereich des Glomerulus vor und bringen so indirekt die Darmgefäße auch mit dem Glomeruluslängsgefäß bzw. dem „Glomerularsinus“ in Zusammenhang. Daß derartig regelmäßige metamer angeordnete Aeste vom Glomerulus zu den Darmgefäßen bei meinem Objekt nicht vorhanden waren, glaube ich im vorausgehenden gezeigt und durch die Rekonstruktionen auch bewiesen zu haben; außerdem geht aus der weiteren Beschreibung v. Möllendorffs nicht ganz klar hervor, wo er eigentlich die vorderste Wurzel der Art. mesenterica annimmt, da er später den ersten Ventralast der Aorta gleich hinter dem Glomerulus im 7. Körpersegment abgehen läßt. Die Längsanastomose reicht zwar viel weiter nach vorn; sie wird dann bei der Ausbildung der Art. coeliaca verbraucht. Diese letzteren Vorgänge finden erst bei älteren Stadien statt; ich habe sie nicht weiter verfolgt. Jedenfalls haben sie mit dem Glomerulus nichts z. tun, denn dieser ist zu jener Zeit längst ein selbständiges Gebilde geworden, vom Darm vollständig abgerückt. Daß die Entstehung der Art. mesenterica genetisch aufs engste mit dem Gefäßknäuel des Glomerulus verknüpft sein kann, geht aus den Arbeiten von Felix über die Entwicklungsgeschichte der Salmoniden hervor, worauf auch Rückert nachdrücklich verwiesen hat, zugleich mit Rücksicht auf seine eigenen Befunde an *Torpedo*, sowie auf die Angaben von Greil bei *Ceratodus* und von Hatt a bei *Petromyzon*. Diese beiden letzteren Arbeiten habe ich selbst schon zum Vergleich der Quergefäßverhältnisse im Bereich des Glomerulus mit meinen Untersuchungsergebnissen bei Salamandern hervorgehoben und auf Grund derselben das fragliche Gefäß mit dem frühesten Stadium der Art. coeliaco-mesenterica identifiziert, da mir ältere Larven fehlten. Ich beschränke mich auch hier auf das Vorhandensein eines Aorten-Darmgefäßastes hinzuweisen mit der Bemerkung, daß mir die Entstehung dieses Verbindungsastes aus einem bestimmten Vornierenquergefäß, so wie es Hatt a für

Petromyzon will, sehr fraglich erscheint. Eine genaue Beschreibung der Entwicklung der Art. *mesenterica* würde eine Arbeit für sich erfordern und müßte sich von der ersten Anlage bis zur definitiven Ausgestaltung der Larve erstrecken. Dies würde aber den Rahmen der mir hier gestellten Aufgabe weit überschreiten.

Kehren wir nunmehr zu den Vornierengefäßen von *Rana* und der Frage nach ihren Beziehungen zum Dottergefäßsystem zurück, so bleibt noch ein weiterer wichtiger Punkt zu erörtern. Es kommt nämlich bei *Rana* tatsächlich zu einer direkten Verbindung des Glo-

Textfigur 12.



Ch = Chorda dorsalis; My = Myotom; Sch = Subchorda; Ao = Aorta;
Cv = Cardinalvene; C = Coelom; N₃ = III. Nephrostom; Dg =
Dottergefäß (Darmgefäß).

meruluslängsgefäßes mit der äußeren Randvene des Dottergefäßnetzes (Textfigur 7 a und b und 8). Dieser Befund ist neu, ich konnte ihn bei *Salamandra* nicht konstatieren, und er verdient hervorgehoben zu werden, trotzdem er nur kurze Zeit nachweisbar ist, weil er hier am kaudalen Ende des Glomerulus, aber eben nur an dieser Stelle im Einklang steht mit der Beschreibung v. Möllendorffs. Auch das Entwicklungsstadium kommt ungefähr demjenigen von *Bombinator pachypus*, von welchem v. Möllendorff ausgeht, gleich. Wenn wir also hier ein Schema konstruieren wollen, so wie es genannter Autor getan hat, so müßte dieses dem in Textfigur 12 wiedergegebenen Bild gleichen, bezogen auf Fig. 37. Man erkennt

die Uebereinstimmung mit der Fig. B v. Möllendorffs sofort, nur fehlen bei mir noch die Verbindungen zur Cardinalvene, auf die ich erst später zurückkomme, und die im vorliegenden Stadium auch noch gar nicht vorhanden waren.

Außerdem ist dieser Punkt auch deswegen interessant, weil hier tatsächlich die oben gestellte Forderung des Zusammenhangs von dorsalem und ventralem System verwirklicht ist, und mithin die Identität der Vornierengefäße mit echten Darmquergefäßen erwiesen erscheint. Ich sage absichtlich „erscheint“, denn nun stellt sich sofort als neue Schwierigkeit die Frage ein, ob wir in dieser Verbindung noch den Rest einer primären Verknüpfung sämtlicher Vornierenquergefäße mit den Dottergefäßen erblicken dürfen, oder ob wir hierin nicht vielmehr einen cänogenetischen Vorgang suchen müssen, bedingt durch besondere funktionelle Forderungen. Die erste Ansicht ließe sich damit begründen, daß eine Verbindung nur am kaudalen Ende zustande kommt, weil weiter kranial ein solcher nicht mehr möglich war, indem erst später die Dottergefäße so weit dorsal am Darm emporrückten. Auch die nur vorübergehende Dauer dieser Verbindung könnte dafür sprechen. Textfigur 1 berechtigt zu dieser Annahme, doch schon Textfigur 2 und noch viel mehr Textfigur 5 und 7 mahnen ihr gegenüber sehr skeptisch zu sein und lassen die zweite Ansicht eher plausibel erscheinen. Es ist immerhin merkwürdig, daß es trotz vorhandener Vorbedingungen nur zu einer einzigen Verbindung zwischen Glomerulus- und Dottergefäßen kommt und daß dieselbe erst so spät auftritt. Wahrscheinlich hat dies seinen besonderen Grund, den wir in der Funktion dieser Gefäße suchen müssen, wenngleich wir dieselbe nicht zu fassen vermögen. Die kurze Dauer des Zusammenhangs mit den Darmgefäßen ließe sich dann mit der zu dieser Zeit auftretenden anderweitigen venösen Verbindung, wodurch die erste ihren physiologischen Wert einbüßt, zwanglos erklären. Damit ist aber die Homologisierung der Vornierenquergefäße mit Darmquergefäßen wieder problematisch geworden.

Dennoch glaube ich, daß man nicht fehlt geht, wenn man die Vornierenquergefäße von früheren Darmquergefäßen ableitet; denn faßt man die an ihnen gemachten genetischen Beobachtungen nochmals kurz zusammen, so ergibt sich, daß sie sich als Darmgefäße anlegen, wenngleich sie das Darmrohr nur am dorsalen Umfang berühren; daß sie ferner eine Metamerie der Anlage erkennen lassen, die zwar

insofern modifiziert erscheint, als auf jedes Segment zwei Gefäße treffen, die aber trotzdem regelmäßig und lange nachweisbar ist, und daß sie endlich, obwohl sie mit den ventralen Längsgefäßen am Dotter nicht mehr in direkte Verbindung treten, doch in ihrer frühesten Anlage gewisse Beziehungen zu ihnen erkennen lassen, die wohl sehr vorsichtig gedeutet werden müssen, aber immerhin nicht wegzuleugnen sind. Es wäre schließlich auch noch denkbar, daß nicht der ventrale Abschnitt der Vornierengefäße, der zur Verbindung mit dem Dottergefäß führen sollte, zugrunde gegangen ist, sondern das Dottergefäßnetz ursprünglich an dieser Stelle weiter dorsal reichte, später aber infolge besonderer Bedingungen nicht mehr zur Anlage gelangte, so daß hierdurch die Verbindung mit den Vornierengefäßen unterbrochen worden ist.

Besondere Beachtung verdient noch das Vornierenlängsgefäß, das Filatow als einfache Ausstülpung aus der Aorta, v. Mölle-ndorff als einen Blutsinus, „der sich im Teilungswinkel des lateralen und ventralen Aortenastes mit der Coelomfalte ausstülpt“, beschreibt. Es ist dem Autor nicht gelungen, bezüglich der ontogenetischen Entstehung derselben zu einem eindeutigen Resultate zu gelangen, wohl weil er nicht auf genügend junge Stadien zurückgriff. Wie wir gesehen haben, legt sich das Längsgefäß selbständig an, aber gleichzeitig mit Aorta und Quergefäßen aus den Mesenchymzellen, welche die flache Splanchnopleurafalte erfüllen und sich von hier aus auf den Darm fortsetzen. Es entsteht also aus dem gleichen Material wie weiter kaudal das äußere Randgefäß des Dottergefäßnetzes, steht jedoch mit demselben anfänglich nicht in Zusammenhang, sondern eröffnet sich erst später, wenn der Kreislauf eingesetzt hat, an seinem kaudalen Ende in die Dottervenen (Textfiguren 7 und 8). Es fragt sich nun, ob man es als einen selbständig gewordenen Abschnitt des Dottergefäßnetzes, bzw. dessen innerer Randvene auffassen darf oder als Vornierengefäß *sui generis*. Die Entscheidung wird hier immer Sache der persönlichen Ansicht bleiben, da sich ein strikter Beweis weder für die eine noch die andere Beantwortung erbringen läßt. Wenn ich das Vornierengefäß demnach als einen an dieser Stelle erhalten gebliebenen Teil eines ursprünglich venösen Darmlängsgefäßes betrachte, so begründe ich dies damit, daß die Zellen, welche es aufbauen, zum größten Teil aus der gleichen Quelle stammen, wie das Material für jene Vene, nämlich aus dem Umschlagsrande der Splanchnopleura; außerdem aber weisen auch die Befunde

Rückerts bei Torpedo darauf hin; es werden dort nämlich die Quergefäße der Vornierenregion ebenfalls an ihrem ventralen Ende durch eine Längskommissur vereinigt, die noch deutlich als ein Stück des Dottergefäßsystems angelegt wird und erst nachträglich als Anfangsabschnitt der späteren Dotterarterie Selbständigkeit erlangt. Auch bei der Forelle steht der Glomerulusgefäßsack, der durch regelmäßige Quergefäße aus der Aorta gespeist wird, mit der Arteria mesenterica in Verbindung (Felix). Man könnte mir hier allerdings einwenden, daß die Dotterarterie der Selachier als wichtiges Gefäß erhalten bleibt, während das Glomeruluslängsgefäß der Amphibien nur in jungen Stadien nachweisbar ist und bei der Plexusbildung im Glomerulus selbst aufgebraucht wird, ohne zu weiteren embryonalen Gefäßen Beziehung zu gewinnen. Dagegen läßt sich jedoch geltend machen, daß es bei Selachiern gar nicht zur Bildung eines länger funktionierenden Glomerulus kommt; die rudimentären Gebilde, welche Rückert mit den Vornieren-Glomerulis anderer Vertebraten identifiziert hat, haben mit dem Längsgefäß selbst nichts mehr zu tun, sondern sitzen den Quergefäßen auf, außerdem kommt es auf der linken Seite, trotzdem auch hier Glomerulusrudimente vorhanden sind, weil nicht notwendig, gar nicht mehr zur Anlage der Längskommissur. Daß dieselbe auf der rechten Seite zu solch ansehnlicher Größe gelangt, hängt eben mit ihrer Wichtigkeit für den embryonalen Dotterkreislauf zusammen, der bei Selachiern eine ganz andere Bedeutung gewinnt als bei Amphibien, wo der Dotter schon im frühesten Larvenstadium resorbiert wird. Andererseits dagegen bleibt bei Amphibien die Vorniere nicht wie bei Selachiern rudimentär, sondern funktioniert als exkretorisches Organ nahezu während des ganzen Larvenlebens; es ist daher einleuchtend, daß der Glomerulus bei dieser Klasse auch hinsichtlich seiner Gefäßversorgung eine wichtigere Rolle spielt als bei Selachiern. Fernerhin erscheint es nur eine logische Schlußfolge, auch das Vornierenlängsgefäß phylogenetisch auf das Dottergefäßsystem zu beziehen, sobald man die Vornierenquergefäße von früheren Darmquergefäßen ableitet. Denn es würde einem Widerspruch gegen die eigene Auffassung gleichkommen, wollte man die Quergefäße den Darmgefäßen zurechnen, ihren ventralen Abschnitt dagegen, der doch die Verbindung mit dem venösen Dottergefäßnetz herstellen müßte, als eine besondere Neubildung ansehen, die sich auf phylogenetisch einfachere Verhältnisse nicht mehr beziehen lasse. Wie bei

den tieferstehenden Selachiern ein bestimmter Abschnitt der Dottergefäße, der mit den Quergefäßen der Vornierenregion in Verbindung steht, zur Art. vitellina umgestaltet wird, so wird bei Amphibien ein Abschnitt des Dottergefäßnetzes in demselben Bereich in besonderer der Funktion angepaßter Weise modifiziert, aber schon so frühzeitig, daß der ursprüngliche Zusammenhang nicht mehr kenntlich ist.

Bei den Abbildungen v. M ö l l e n d o r f f s reichen die Darmgefäße viel weiter dorsal herauf, so daß die Verbindung mit den Glomerulusgefäßen keine Schwierigkeit mehr zu machen scheint. Dies beruht nicht auf unrichtiger Beobachtung, sondern rührt daher, daß der Autor von viel älteren Stadien ausging, als ich. Es findet nämlich späterhin noch eine Verschiebung der Darmgefäße in dorsaler Richtung statt, wie aus meinen Rekonstruktionen älterer Larven (Textfiguren 5 a und b und 7 a und b) auch zu ersehen ist, so daß Glomerulusgefäße und Darmgefäße sich bei der Sagittalprojektion z. T. überdecken. Trotzdem kommt es auch dann zu keiner Verbindung zwischen den beiden letzteren mehr außer an der bereits erwähnten Stelle, da inzwischen die Glomerularfalte sich schon vom Darm abgehoben und die Ausbildung eines Mesenteriums begonnen hat. Bezüglich der weiteren Ausgestaltung des Glomerulus und der Reduktion der Aortenäste bis auf einen, stimme ich mit v. M ö l l e n d o r f f überein.

Nach Erledigung der Besprechung der arteriellen Gefäße des Glomerulus bleiben noch seine venösen Abflußbahnen zu berücksichtigen, wobei ich von der nur vorübergehenden Verbindung mit dem Dottergefäßnetz am kaudalen Ende nunmehr absehe. v. M ö l l e n d o r f f betont mit Recht, daß keiner der Autoren, welche sich bisher mit der Untersuchung der Vorniere und ihres filtratorischen Apparates beschäftigt haben, ein abführendes Glomerulusgefäß erwähne. Nur F i l a t o w kommt darauf zu sprechen, allerdings in ganz negativem Sinn. Nach ihm stellt der Glomerulus nur eine blindsackartige Ausstülpung aus der Aorta dar ohne geordneten Kreislauf; selbst die Verbindung mit der Aorta, die auch er gesehen hat, betrachtet er nicht als Vas afferens, folglich gibt es bei ihm auch kein abführendes Gefäß.

Daß die Verbindung zwischen Glomerulusgefäß und Cardinalvene tatsächlich fehlen kann, kann ich auf Grund meiner früheren Untersuchungen bestätigen; ich habe sie sowohl bei *Salamandra atra* als bei *Axolotl* vermißt und auch bei einigen Exemplaren von *Sala-*

mandra macul. trotz sorgfältiger Durchsicht nicht gefunden. Für letztere Art beschreibt auch H. R a b l keine derartigen Gefäße. Warum sich auch bei F i e l d nichts darüber findet, habe ich schon früher erwähnt; bei *Amblystoma* fehlen sie wohl auch, ebenso wie bei *Axolotl*; und seine Stadien von *Rana* und *Bufo* waren möglicherweise zu jung. Denn die Glomerulus-Cardinalvenengefäße treten erst sehr viel später auf als die eigentlichen Glomerulusgefäße, wenigstens bei *Rana*, wie ich im beschreibenden Teil gezeigt habe. Hier finde ich mich wiederum im Widerspruch mit v. M ö l l e n d o r f f. Zwar beginnt der Verfasser seine Schilderung des jüngsten sicher zu deutenden Zustandes mit einer Larve von *Bombinator pach.* von 6,2 mm gesamte Länge (Mund bis After: 4,7 mm). Hier könnten möglicherweise schon seitliche Aeste zu den Cardinalvenen vorhanden sein, da ich solche bei *Rana*-Embryonen von 3,8 bis 4,0 mm Rumpflänge auch schon gefunden habe; doch sind diese Gefäße jederseits nur in der Zweizahl im 2. und 3. Vornierensegment vorhanden, nicht, wie bei v. M ö l l e n d o r f f, jedem Quergefäß zugehörig, und was noch wichtiger ist, sie kommunizieren niemals mit der Aorta. Mit dieser Angabe steht v. M ö l l e n d o r f f überhaupt ganz isoliert da, von H o u s s a y abgesehen. Ich sehe demnach auch in diesen Verbindungen nicht mehr das Vorhandensein eines primitiven Zustandes, sondern fasse sie auf als etwas Neuhinzugekommenes durch die besondere Ausbildung der Vorniere Bedingtes. Warum sie bei Salamandern nicht vorhanden sind, vermag ich nicht anzugeben. Möglicherweise waren sie früher da und sind erst später wieder zugrunde gegangen; vielleicht ließe sich die Lösung des Problems finden, wenn man die ontogenetischen Beziehungen zwischen Vorniere und Urnieren genau verfolgt und mit denjenigen von Anuren in Parallele setzt. Uebrigens ist bekannt, daß auch bei anderen Tierklassen, die eine länger funktionierende Vorniere besitzen, die Gefäße des Glomerulus durch Anastomosen mit den Cardinalvenensinus sich verbinden. Ich verweise hier auf die Arbeiten von B r a u e r über *Hypogeophis rostr.*, von G r e i l über *Ceratodus* und H a t t a über *Petromyzon*. Auch R ü c k e r t benennt einen besonderen zuerst auftretenden venösen Längszug der Cardinalvene als eigene Vornierenvene. Daß dieselbe mit den Glomerulis nicht enger verknüpft erscheint, wird durch die rudimentäre Beschaffenheit des genannten Organs einleuchtend.

Zum Schluß habe ich noch in Kürze auf die Arbeiten von F i e l d

und von Filatow zurückzukommen. Was die Ausführungen des ersteren anbelangt, so kann ich dieselben voll bestätigen, insofern die selbständige Anlage der Glomerulusgefäße in Betracht kommt. Field hat bereits die in der seichten Splanchnopleura vorhandenen Mesenchymzellen beobachtet und sie auch richtig gedeutet. Auch K. Marcynowski hat ähnliche Zellen bei *Bufo* gesehen und als Vornierengefäßzellen angesprochen. Nur über die Zahl der Aortenverbindungen ist sich Field nicht klar geworden; er mutmaßt jedoch, daß es anfänglich weniger sind am hinteren Ende des Glomerulus, später jedoch mehrere. Ich glaube mit Hilfe der Rekonstruktionen Zahl und Anordnung der Quergefäße festgelegt und somit den Befund Fields erweitert zu haben. Auf die später wieder erfolgende Reduktion der Quergefäße bis auf eines geht Field nicht ein, auch kommt in seiner Schilderung die Anlage eines besonderen Längsgefäßes nicht klar zum Ausdruck, so daß es unsicher ist, ob er ein solches erkannt hat oder nicht. Dieses Längsgefäß beschreibt dagegen Filatow sehr genau als einen von der Aortenwurzel sich ausstülpenden Sinus, der in kranialer und noch mehr in kaudaler Richtung sich ausdehnt und den ganzen Glomerulus erfüllt; Filatow bezeichnet ihn als Glomerularsinus. Bezüglich der gleichzeitigen Anlage mit der Aorta stimme ich mit ihm überein; befremdlich erscheint jedoch, daß Filatow diesem Sinus die eigene endotheliale Wand abspricht und diese nur durch die Zellen der Splanchnopleura gebildet werden läßt. Daß dem nicht so ist, läßt sich fast an jedem Querschnitt nachweisen. Auch ist damit das Aussehen des Glomerulus von älteren Stadien nicht in Einklang zu bringen, wo neben den Gefäßen noch reichliche Bindegewebszellen und andere Elemente sich finden. Ganz eigenartige Ansichten hegt Filatow über die zu- und abführenden Gefäße; die letzteren negiert er überhaupt; die ersteren sieht er vertreten durch einen einzigen schmalen Kanal, der die Verbindung mit der Aorta aufrecht erhält; daß mehrere Verbindungsgefäße vorhanden sein könnten, leugnet er und er erklärt den Befund Fields mit einer partiellen Verstopfung dieses Kanals durch rote Blutkörperchen. Daß er mit dieser Anschauung Field gegenüber im Unrecht sich befindet, ist durch meine eigenen Untersuchungen wohl gezeigt. Damit sowie durch den Nachweis eines abführenden Gefäßes ist aber auch die Möglichkeit eines regelrechten Kreislaufs im Glomerulus erwiesen,

und mithin die Theorie, die Filatow über die Zirkulation im Glomerulus aufstellt, als nicht haltbar hingestellt.

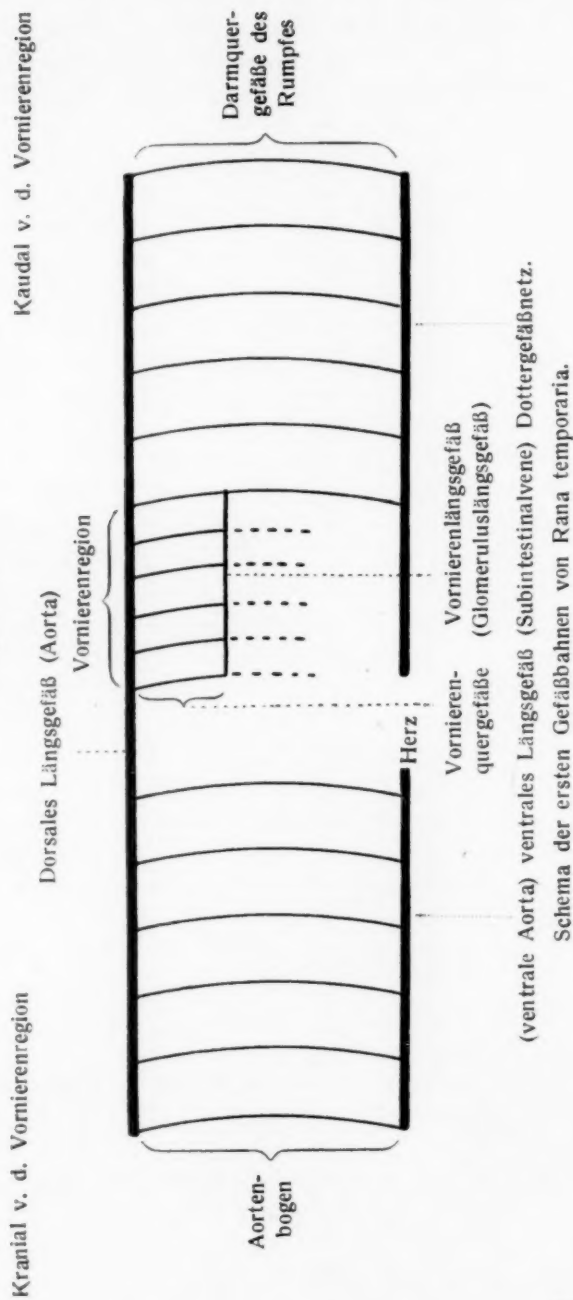
VI. Zusammenfassung.

Wir unterscheiden bei der Vorniere von *Rana* dreierlei Gefäße:

1. arterielle, welche die Grundlage des filtratorischen Apparates bilden: die Glomerulusgefäße;
2. venöse, welche den drüsigen Abschnitt der Vorniere umspülen: die Cardinalvenensinus;
3. Verbindungsgefäße zwischen den beiden ersteren.

Die Gefäße des Glomerulus entstehen als paarige Gefäße zeitlich kaum später als die Aorta und aus dem gleichen Material wie diese, d. h. aus Mesenchymzellen, die von ventralen Sklerotomabschnitten und vom Umschlagsrand der Splanchnopleura herkommen. Sie zeigen zunächst eine eigenartige Anordnung, indem sie bestehen aus einem Längsgefäß, das in der Spitze der Glomerularfalte verläuft und sich vom ersten Vornierensegment bis zum vierten Vornierensegment erstreckt, also ein Segment weiter kaudal als die zur Ausbildung gelangenden Vornierenkanälchen, und aus mehreren Quergefäßen, welche das Längsgefäß mit der Aorta verbinden. Diese sind auf der Höhe der Anlage in der Mehrzahl vorhanden, meist 5 bis 6, und so angeordnet, daß auf das erste Vornierensegment eines, auf die beiden übrigen meist zwei entfallen. Diese Anordnung sowie einzelne jeweils angeführte ontogenetische Tatsachen gestatten die ersten Vornierengefäße auf ein phylogenetisch primitiveres Gefäßsystem zurückzuführen, wodurch die Homologisierung der Glomerulargefäße mit einfachen das dorsale (Aorta) und das ventrale (Subintestinalvene) Darmlängsgefäß verbindenden Darmquergefäßen möglich erscheint; es sind dies die Kiemennierengefäße des *Amphioxus* oder, da auch letztere schon nicht mehr einfache, sondern in Wirklichkeit ziemlich komplizierte durch die besonderen Bedingungen der Morphologie und Funktion modifizierte Verhältnisse zeigen, das viscerio-ventrale Bogengefäßsystem von Felix. Zwar erreichen sie das ventrale Längsgefäß nicht mehr; sie werden aber an ihren ventralen freien Enden durch eine Längskommissur, eben das Vornierenlängsgefäß verbunden, welches seinerseits noch mit dem venösen Darmgefäßsystem kommuniziert, wenigstens während eines kurzen Zeitabschnittes. Wollten wir daher auch

Textfigur 13.



für anure Amphibien ein Schema des primitivsten Kreislaufes aufstellen, so wie es Felix für niedere Vertreter der Cranioten getan und Rückert kürzlich für Torpedo ergänzt und korrigiert hat, so müßte dasselbe die in Textfigur 13 wiedergegebene Form haben. Der Vergleich derselben mit den Textfiguren 5 und 7 beweist die schöne Uebereinstimmung des Schemas mit den nicht schematisierten Rekonstruktionen; und der Vergleich mit den entsprechenden Figuren von Rückert und Felix zeigt, daß auch für die vorliegende Klasse der Vertebraten die Anlage der ersten Gefäßbahnen nach einem relativ einfachen zunächst den niederen Formen gemeinsamen Typus erfolgt, der noch manifest wird, sobald man nur auf genügend junge Stadien zurückgreift. Für die Sauropsiden fehlen diesbezügliche Untersuchungen noch; aber nach den Resultaten, die Felix aus seinen Beobachtungen über die Entwicklung der Rumpfgefäße beim Menschen gewonnen hat, läßt sich wenigstens die Möglichkeit erhoffen, daß auch bei Reptilien und Vögeln die Abweichungen von der primitiven Anordnung der frühesten Gefäßbahnen keine allzu großen sein werden. Daß bei Anuren (*Rana*), ebenso wie bei Urodelen, die Quergefäße kaudal von der Vornierenregion nicht mehr regelmäßig metamer ausgebildet werden, sei nebenbei hervorgehoben. Es ist dies auch bereits bekannt.

Aus den oben genannten arteriellen Gefäßen des Glomerulus geht im weiteren Verlauf der Entwicklung ein Gefäßplexus hervor, teils durch Schlingelung des primären Längsgefäßes, teils durch Neubildung von Kapillaren im Bindegewebe der höher werdenden Falte. Gleichzeitig damit erfolgt eine Reduktion der Aortenäste bis auf einen einzigen, der zumeist in der Mitte des Organs, also zwischen dem zweiten und dritten Nephrostom gelegen ist.

Die hinteren Cardinalvenen entstehen in loco in gleicher Weise wie die Aorta aus Mesenchymzellen, die von lateralen ventralen Sklerotomabschnitten und vom dorsalen Umschlagsrand der Somatopleura abstammen. Die Ablösung des Materials vom Mutterboden erfolgt im Vornierengebiet sowohl für die Aorta als die Cardinalvenen in Form einzelner Zellen, in der kaudalen Rumpfhälfte in Form kompakter Zellmassen, die sich von ventralen Abschnitten der Ursegmente ablösen; hier kommt noch eine gewisse Metamerie der Anlage zur Geltung. Die Zellen aus den dorso-lateralen Seitenplattenrändern treten wie im kranialen Rumpfabschnitt vereinzelt aus. Infolge dieser verschiedenen Anordnung des Materials scheinen

die genetischen Beziehungen von Aorta und Cardinalvenen in der kaudalen Rumpfhälfte engere zu sein, doch niemals so, daß die beiden Gefäße durch regelmäßige kontinuierliche Stränge oder gar hohle Gänge zusammenhängen würden (gegen v. Möllendorff und Housay). Ebenso wie die Aorta entsteht auch die Cardinalvene nicht kontinuierlich von vorn nach hinten, sondern durch nachträglichen Zusammenschluß von getrennt sich anlegenden endothelialen Röhrenstücken, welche jedoch keine metamere Anordnung erkennen lassen.

Aus der Vereinigung der beiden hinteren Cardinalvenen dorsal und etwas kaudal von der Kloake geht die Schwanzvene hervor.

Im Vornierengebiet selbst bildet die Vena cardinalis ein Netz von weiten Sinus, welche die Vornierenkanälchen allseits umspülen. Weder in der Anlage derselben, noch in ihrer definitiven Anordnung lassen sich besondere Gefäßbahnen herauskonstruieren, die auf eine eigene Vornierenvene hinweisen würden.

Glomerulus-Cardinalvenenverbindungen sind bei *Rana temp.* vorhanden, und dadurch kommt es auch indirekt zu einer Verbindung zwischen Aorta und Cardinalvene. Primäre Aorten-Cardinalvenenverbindungen, wie sie v. Möllendorff beschreibt und denen er so großes Gewicht beilegt, konnte ich nirgends finden. Die von mir beschriebenen Gefäße entstehen erst verhältnismäßig spät, nämlich erst dann, wenn der Glomerulus mit seinen arteriellen Gefäßen schon eine gewisse Höhe der Entwicklung erreicht hat und die Quergefäße größtenteils schon wieder reduziert worden sind. Aus diesem Grunde läßt sich auch nicht mehr angeben, ob die Anastomosen zur Cardinalvene vom Längsgefäß oder von den Quergefäßen ausgehen. Die Zahl der Glomerulargefäß-Cardinalvenenverbindungen ist anfangs meist beiderseits zwei, selten drei; ihre Lage entspricht den beiden kaudalen Vornierensegmenten. Ihr Verlauf ist anfänglich rein quer. Sie werden weiterhin ebenso wie die Aortenverbindungen bis auf eine einzige reduziert, die am kaudalen Ende der Glomeruluswurzel austritt, und nun nicht mehr in querer Richtung, sondern etwas nach lateral und kaudal zur Cardinalvene verläuft.

Irgendwelche Beziehung zur Entstehung bleibender Spinalarterien von ihnen aus konnte ich nicht nachweisen.

Mithin muß ich auf Grund meiner Untersuchungen der bisher gehegten Anschauung beipflichten, daß die Bildung des Glomerulus

bzw. seiner Gefäße, ausgeht von einem bestimmten Abschnitt primitiver Darmgefäße, nicht aber eine Einschaltung in eine Aorten-Cardinalvenenverbindung darstellt, da die letzteren Gefäße erst sekundär entstehen, offenbar erst nachdem durch die Funktion des Organs ein Bedürfnis hierfür gegeben ist. Mit Ausnahme der Befunde v. Möllendorffs, die genetisch nicht genügend begründet erscheinen, lassen sich auch die bei anderen Vertebraten in dieser Richtung beobachteten Tatsachen ohne Schwierigkeit mit dieser Ansicht in Einklang bringen. Nur der *Amphioxus* nimmt hier eine gewisse Sonderstellung ein; doch ist eine restlose Homologisierung seiner einzelnen Nierenbestandteile mit der Vorniere der Cranioten bisher noch nicht gelungen; dies wird erst dann möglich sein, wenn auch seine Ontogenese, von welcher bis jetzt noch kaum etwas bekannt ist, genauer erforscht sein wird.

München, Herbst 1917.

Literaturverzeichnis.

- Boveri, Die Nierenkanälchen des *Amphioxus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog. der Tiere. Bd. 5. 1892.
- Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Excretionsorgane. Zool. Jahrb. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. 16. 1902.
- Felix, Die Entwicklung der Harnorgane. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Bd. III. Teil I, 1906.
- Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo. Morph. Jahrb. Bd. 41. 1910.
- Field, The development of the Pronephros and Segmental Duct in *Amphibia*. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. 21. 1891.
- Filatow, Zur Entwicklungsgeschichte des Excretionssystems der Amphibien. Anat. Anz. Bd. 25. 1904.
- Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Excretionssystems bei den Amphibien. Bull. de la Soc. d. Naturalistes de Moscou N. 5. 18. Année 1904.
- Fürbringer, Zur Entwicklung der Amphibienniere. Habilitationsschrift. Heidelberg 1887.
- Grafe, Die Nierenpfortader beim Hühnerembryo. Diss. Bonn 1904.
- Derselbe, Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefäße beim Hühnchen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 67. 1905.

- Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- Greil, Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Butgefäßsystems von *Ceratodus Forsteri*. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. 1b 1913.
- Hartmann, Entstehung der ersten Gefäßbahnen bei Embryonen urodeler Amphibien (*Salamandra atra* und *Axolotl*) bis zur Rückbildung des Dotterkreislaufs (noch nicht veröffentlicht).
- Hatta, Contributions to the Morphology of Cyclostomata. II. The development of Pronephros and Segmental Duct in *Petromyzon*. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokio. 5. 13. 1900.
- Derselbe, Bemerkungen über die früheren Entwicklungsstadien des Gefäßsystems des *Ammocoetes*. Journ. of the Coll. of Agriculture, Tohoku Imp. Univ. Sappore Japan. Vol. III. P. I. 1908.
- Hochstetter, Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel-Bonnet. Bd. 3, 1893.
- Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888.
- Houssay, Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire. Arch. de zool. exp. et gén. Sér. 2 T. 8. 1893.
- Marcinowski, Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 41 (N. F. 34). 1906.
- P. Mayer, Ueber die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 7. 1886/87.
- v. Möllendorff, Entwicklung der Darmarterien und des Vornierenglomerulus bei *Bombinator*. Morph. Jahrb. Bd. 43. 1911.
- Derselbe, Ueber Anlage und Ausbildung des Kiemenlungenkreislaufs bei Anuren (*Bombinator pachypus*). Anat. Hefte. Bd. 47. 1913.
- Mollier, Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. f. Anat. u. Entwickl. 1890.
- Derselbe, Ueber die Entwicklung der Gefäße im Embryo. Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1906.
- C. Rabl, Ueber die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschrift für R. Leukart. Leipzig 1892.
- H. Rabl, Ueber die Vorniere und die Bildung des Müllerschen Ganges bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 64. 1904.
- Rückert, Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. Jahrgang 1888.
- Derselbe, Ueber die Glomeruli der Vorniere von *Torpedo* und deren arterielle Gefäße. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 89. 1917.
- Derselbe, Zur Entwicklung der Vena cardinalis posterior von *Torpedo* und deren Beziehungen zur Vorniere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 89. 1917.

Figurenerklärung.

Die Figuren sind sämtlich aus Schnittserien von *Rana temporaria* entnommen und wurden mit dem Abbéschen Zeichenprisma entworfen bei 160 mm Tubuslänge und ca. $\frac{1}{2}$ —1 cm unter Objektischhöhe. Als optisches System dienten Apochromate von Zeiß verbunden mit Kompensationsocularen. Die Zusammenstellung des Systems ist jeweils am Schluß der Figurenerklärung notiert in der Weise, daß die erste Zahl die Brennweite des Objekts, die zweite die Nummer des Oculars und die dritte die Tubuslänge angibt. Die Zahl hinter der Klammer gibt die Größe der Figur bezogen auf die Originalzeichnung an, da aus begreiflichen Gründen der Raumersparnis die meisten Figuren verkleinert werden mußten. Die eingeklammerten Ziffern hinter der Figurenzahl bedeuten die Nummer des Embryos und Lage des Schnittes.

- Fig. 1. (71. 3. 2. 8.) Embryo von 3,0 mm Länge; Schnitt durch das erste Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 2. (8. 2. 4. 14.) Embryo von 3,3 mm Länge; Schnitt durch das zweite Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 3. (8. 2. 4. 9—10.) Derselbe Embryo; 5 Schnitte kranial von Fig. 2. (16. 6. 160.) 1.
- Fig. 4. (35. 3. 4. 9.) Embryo von 3,2 mm Länge. Schnitt durch die Gegend zwischen erstem und zweitem Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 5. (35. 3. 4. 10.) Derselbe Embryo; ein Schnitt weiter kaudal als Fig. 4. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 6. (35. 3. 4. 13—14.) Derselbe Embryo; 4 Schnitte weiter kaudal als Fig. 5. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 7. (57. 2. 3. 8.) Embryo von 3,5 mm Länge; Schnitt kranial von der Vornierenregion. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 8. (57. 2. 4. 8.) Derselbe Embryo; 12 Schnitte weiter kaudal als Fig. 7. Erstes Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 9. (57. 2. 4. 11.) Derselbe Embryo; 3 Schnitte weiter kaudal als Fig. 8. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 10. (57. 2. 4. 12.) Derselbe Embryo; ein Schnitt weiter kaudal als Fig. 9. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 11. (57. 2. 5. 3.) Derselbe Embryo; 3 Schnitte weiter kaudal als Fig. 10. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 12. (57. 2. 5. 4.) Derselbe Embryo; ein Schnitt weiter kaudal als Fig. 11. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 13. (57. 2. 5. 5.) Derselbe Embryo; ein Schnitt weiter kaudal als Fig. 12. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 14. (57. 2. 5. 7.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 13. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 15. (57. 2. 5. 9.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 14. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.

- Fig. 16. (57. 2. 6. 1.) Derselbe Embryo; 4 Schnitte weiter kaudal als Fig. 15. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 17. (57. 3. 1. 8.) Derselbe Embryo; 19 Schnitte weiter kaudal als Fig. 16. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 18. (57. 3. 1. 10.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 17. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 19. (10. 2. 1. 18.) Embryo von 4,1 mm Länge; Schnitt zwischen erstem und zweitem Vornierensegment. (16. 6. 145.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 20. (10. 2. 2. 5.) Derselbe Embryo; 5 Schnitte weiter kaudal als Fig. 19. (16. 6. 145.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 21. (10. 2. 2. 10.) Derselbe Embryo; 5 Schnitte weiter kaudal als Fig. 20. (16. 6. 145.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 22. (25. 2. 4. 2.) Embryo von 4,9 mm Länge; Schnitt durch das zweite Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 23. (25. 2. 4. 4.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 22. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 24. (30. 2. 6. 5.) Embryo von 5,2 mm Länge; Schnitt durch das vierte Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 25. (15. 2. 6. 7.) Embryo von 5,8 mm Länge; Schnitt durch das dritte Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 26. (31. 3. 5. 5.) Embryo von 6,0 mm Länge; Schnitt zwischen zweitem und drittem Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 27. (45. 2. 6. 7.) Embryo von 6,6 mm Länge; Schnitt unmittelbar kaudal vom dritten Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 28. (39. 4. 2. 8.) Embryo von 2,5 mm Länge; Schnitt durch das zweite postotische Segment. (8. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 29. (39. 3. 5. 9.) Derselbe Embryo; Schnitt durch das dritte postotische Segment. (8. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 30. (39. 2. 5. 10.) Derselbe Embryo; Schnitt durch das sechste oder siebente postotische Segment. (8. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 31. (43. 2. 3. 5.) Embryo von 3,2 mm Länge; Schnitt durch die Grenze zwischen kranialer und kaudaler Rumpfhälfte. (8. 6. 145.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 32. (10. 3. 2. 11.) Embryo von 4,1 mm Länge; Schnitt durch das 15. bis 17. Rumpfsegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 33. (10. 3. 2. 15.) Derselbe Embryo; 4 Schnitte weiter kaudal als Fig. 32. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 34. (10. 3. 4. 4.) Derselbe Embryo; Schnitt kaudal hinter der Kloake. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 35. (4. 3. 5. 2.) Embryo von 6,7 mm Länge; Schnitt durch das dritte Vornierensegment. (8. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 36. (4. 3. 3. 3.) Derselbe Embryo; Schnitt durch das zweite Vornierensegment. (8. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 37. (4. 3. 5. 10.) Derselbe Embryo; Schnitt durch das dritte Vornierensegment. (8. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 38. a—c (4. 3. 3. 11—12; 4. 1.) 3 hintereinander gelegene Schnitte desselben Embryos aus dem zweiten Vornierensegment. (8. 6. 160.) 1.

- Fig. 39. (70. 3. 1. 12.) Embryo von 6,8 mm Länge. Schnitt durch das zweite Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 40. (63. 3. 4. 1.) Embryo von 7,0 mm Länge; Schnitt zwischen zweitem und drittem Vornierensegment. (4. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 41. (63. 3. 4. 3.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 40. (4. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 42. (63. 3. 4. 5.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 41. (4. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 43. (63. 3. 4. 7.) Derselbe Embryo; 2 Schnitte weiter kaudal als Fig. 42. (4. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 44. (21. 4. 1. 11.) Embryo von 7,8 mm Länge; Schnitt durch das dritte Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 45. (21. 4. 3. 6.) Derselbe Embryo; Schnitt kaudal vom dritten Vornierensegment. (16. 6. 160.) $\frac{2}{3}$.
- Fig. 46. (208. 9. 1. 5.) Kaulquappe von 17 mm Gesamtlänge; der Schnitt trifft das vordere Nephrostom. (16. 4. 160.) 1.

Zeichenerklärung.

ao	= Aorta	gl	= Gefäß
aoz	= Aortenzellen	m	= Mesenchymzellen
aod	= Aortendarmgefäßverbindung	n	= Nephrostom
ch	= Chorda dorsalis	ph	= primärer Harnleiter
c	= Coelom	s	= Seitenplatte
d	= Dottergefäß	u	= Ursegment
gl	= Glomerulus	vc	= Cardinalvene
glg	= Glomeruluslängsgefäß	vcz	= Cardinalvenenzellen
glao	= Glomerulusaortenverbindung	vk	= Vornierenkammer.
glcv	= Glomeruluscardinalvenenverbindung.		

Ueber die Menge und die Arten der durch die normale Milz gebildeten farblosen Blutzellen.

Von

Dr. Miklós v. Melczer, Assistent.

Inhalt:

I. Allgemeiner Teil.	Seite
A. Einleitung	308
B. Literatur	309
C. Untersuchtes Material	313
D. Untersuchungsmethoden	314
II. Spezieller Teil.	
E. Eigene Untersuchungen.	316
a) Neugeborenes Kind	316
b) 1 jähriges Kind	317
c) 2 jähriges Kind	318
d) 3 jähriges Kind	319
e) 4 jähriges Kind	320
f) 5 jähriges Kind	321
g) 19 jähriges Kind	322
h) 27 jähriger Mann	323
i) 34 jährige Frau	324
j) 43 jähriger Mann	325
k) 61 jähriger Mann	326
l) 78 jähriger Greis	327
F. Die Blutzellenbildungsleistung der Milz innerhalb 24 Stunden .	328
G. Zusammenfassung	329
H. Literaturverzeichnis	331

A. Einleitung.

Ueber die Intensität der Leukopoëse des größten Blutlymphorganes unseres Körpers, der Milz — sowie über die Arten der durch die Milz gebildeten farblosen Blutzellen, herrschen in unseren Zeiten zwei grundverschiedene Ansichten.

In der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts hatte man, auf Grund der Forschungen der fünfziger Jahre bis 1898, bis zum Erscheinen des zweiten Werkes Ehrlich's, die durch die Milz gebildete Blutzellenmenge im allgemeinen für sehr umfangreich gehalten.

Auf Grund der alten Ansicht hätte Ehrlich die Leukopoëse der Milz keinesfalls in den Rahmen seiner polyphyletisch-dualistischen Lehre hineinnehmen können, wo übrigens Einhorn schon im Jahre 1884 die Grundsteine dieser Lehre niedergelegt hatte.

Die von Ehrlich behauptete Leukopoëse der Milz ist und bleibt aber die Achillesferse der polyphyletischen-dualistischen Lehre. Die Schüler Ehrlich's fühlten dies, aber die heute von Naegeli und Schriddle hochgehaltene neodualistische Lehre unterrichtet uns schon ganz anders über die Leukopoëse der gesunden Milz. Obzwar sie ebenso, wie auch Ehrlich, die Leukopoëse der gesunden Milz noch immer für bedeutend halten, hatten sie im Gegensatz zu Ehrlich anerkannt, daß die Milz Lymphocyten bildet, weshalb sie das Organ anfänglich zu ihrem Lymphoidsystem zählten.

Die Erklärung der Leukopoëse der Milz nach der neodualistischen Lehre hielt aber nicht stand. Nach kaum einigen Jahren bewahrheitete sich nämlich, daß bei der sogenannten myeloischen Metaplasie der pathologischen Milz, die in der Milzpulpa befindlichen Myeloidzellen: die Masse der kernhaltigen farbigen Blutzellen, die eosinophil und neutrophil granulierten Myelocyten aus den eigenen autochthonen Milzpulpazellen stammen.

Zur Rettung der am empfindlichsten Punkte angegriffenen dualistischen Lehre unterscheiden Naegeli und Schriddle die Milzpulpa von den Lymphknötchen der Milz.

Sie waren gezwungen zu erklären, daß die Lymphknötchen der Milz zu dem Lymphoidsystem gehören, und mit den zu dem Myeloidsystem gehörenden Milzpulpazellen nichts gemein haben,

welche Zellen sich aber nur unter krankhaften Zuständen zu den granulierten Myeloidzellen der myeloiden Metaplasie umwandeln können.

Also hielt die eine und zwar hauptsächlich die durch die Kliniker hochgehaltene polyphyletisch-dualistische Lehre die Menge der durch die gesunde Milz gebildeten farblosen Blutzellen für unbedeutend und die gesunde Milz bildet nach dieser Lehre nur Lymphocyten.

Die Anhänger der anderen, literaturhistorisch älteren monophyletisch-unitaristischen Anschauung halten aber nach Angaben der Forscher des vorigen Jahrhunderts die Leukopoëse der Milz für sehr umfangreich.

Die systematische und genaue Untersuchung dieser Frage hielt ich für sehr wichtig, da seit den im vorigen Jahrhundert mit primitiven Methoden ausgeführten Untersuchungen in der Literatur ein Werk fehlt, welches auf dem einzig zum Ziele führenden Wege, durch vergleichende Zählungen der absoluten Menge farbloser Blutzellen der Milzvene und Milzarterie und mittels Feststellung der relativen Verhältnisse der farblosen Blutzellen trachten würde, die Größe der Leukopoëse der gesunden wie auch der krankhaften Milz, ferner die Arten der durch die Milz gebildeten Zellen festzustellen.

Die Lösung dieser Frage war um so mehr wichtig, als sie die Genese der durch die Milz gebildeten farblosen Blutzellen beleuchtet.

B. Literatur.

In der Mitte des vorigen Jahrhunderts (1849) entdeckte Kölliker, daß das Blut der Vena lienalis außerordentlich viel farblose Blutzellen enthält. Ueber die Arten dieser Zellen sagt er folgendes: Diese sind teilweise einkernige, teilweise mehrkernige. In der Milzpulpe fand er später Riesenzellen und farbige Blutzellen enthaltende Leukocyten. Diese Zellen findet er auch in dem Blute der Vena lienalis.

Funk (1851) verglich das Blut der Milzvene von drei gesunden und drei rotzkranken Pferden mit dem Blute der Milzarterie. Er findet in dem Blut der Milzvene viel mehr farblose Blutzellen. Die meisten farblosen Blutzellen waren fast durchsichtig, gleichsam mit einem feinen Pulver bestreut, manche ließen einen größeren einfachen Kern durchscheinen. Unter diesen Zellen waren ziemlich viel „Körnchenzellen“ d. h. eosinophil granulierten Leukocyten. Einen eine farbige Blutzelle enthaltenden Leukocyten beobachtete er in dem Milzvenenblute der Pferde nur einmal.

Vierordt (1854) untersuchte nach seiner Zählungsmethode bei einem hingerichteten Manne, das relative Verhältnis der farbigen und farblosen Blutzellen der Milzvene. Er bestätigte die Angabe Köllikers (49) und

Funkes (51), daß das Blut der Milzvene außerordentlich reich an farblosen Blutzellen sei. Vierordt fand im Mittel von vier Zählungen, daß auf 1 farblose Zelle 4,9 farbige Blutzellen entfallen. Er bemerkt aber, daß bei seinem Versuch durch Druck auf die Milz, zu dem Blut der Milzvene vielleicht Zellen der Milzpulpe sich beigemischt hätten.

Wenn in einem cmm Blute der Milzarterie 5 000 000 farbige und 8 000 farblose Blutzellen sind, dann enthält nach Angabe Vierordts das Blut der Milzvene 150 mal mehr farblose Blutzellen oder in einem cmm Blut der Milzvene sind 1 200 000 farblose Blutzellen.

Hirt (1855) zählte nach der Welckerschen Methode beim Kalbe in dem Blute der Milzarterie und Vene das relative Verhältnis zwischen den farbigen und farblosen Blutzellen.

Seine drei Berechnungen ergeben das Folgende:

Arteria lienalis	Vena lienalis
I. 1 : 2600	1 : 74
II. 1 : 1843	1 : 54
III. 1 : 2095	1 : 12
im Mittel 1 : 2179,3	1 : 70

Also in dem Blute der Milzvene fallen auf eine farblose Blutzelle 70 farbige Blutzellen, während in dem Blute der Milzarterie auf eine farblose ca. 2180 farbige Blutzellen fallen. Nach Hirt sind also in der Vena lienalis 31 mal mehr farblose Blutzellen als in der Milzarterie enthalten.

Charakteristisch für die Verlässlichkeit seiner Angaben ist, daß bezüglich des Arterienblutes des Kalbes neuere Forscher, wie Beth e, das relative Verhältnis 1 : 974 feststellen. Storch aber findet bei Zählung der farbigen und farblosen Blutzellen bei sieben Kälbern im Mittel in einem cmm Blut 8 523 000 farbige Blutzellen und 15 739 farblose Blutzellen, was in relativer Verhältniszahl ausgedrückt 1 : 548 entspricht.

Nach Hirts Angaben entfallen auf einen cmm Blut der Arteria lienalis des Kalbes auf 8 523 000 farbige Blutzellen nur 3910 farblose Blutzellen, wodurch in einem cmm Blut der Arteria lienalis des Kalbes viermal so viel = 15 739 Leukocyten sind.

Kölliker (1865) bemerkt, daß sämtliche in dem Blute der Leber schwimmende zahllose, einerseits 1 oder 2 großkernige, runde, anderseits feingranulierte farblose Blutzellen aus der Milz stammen.

Das relative Verhältnis zwischen den farbigen und farblosen Blutzellen des Blutes der Milzvene stellt Funk e (1863) auf 1 : 4 fest und hält die Bemerkung Vierordts (1854), wonach bei solchen Untersuchungen aus der Milzpulpa Zellen sich zu dem Blute der Milzvene beigemischt hätten, für gegenstandslos.

Nach Funk e würde also die Milzvene noch mehr farblose Blutzellen enthalten, als die von Vierordt festgestellte Zahl von ca. 1 900 000; mit anderen Worten sind in der Milzvene um ca. 190 mal mehr farblose Blutzellen, als in der Milzarterie.

Ehrlich (1878) hatte in seiner ersten Mitteilung mit seinen Färbungsmethoden die farblosen Blutzellenarten in zwei Hauptgruppen geteilt, spricht aber von der Abstammung der Zellarten gar nichts.

Zum ersten Male unterscheidet Einhorn (1884) die farblosen Blutzellen nicht nur morphologisch sondern auch genetisch.

Nach seinem primitiven Dualismus sind die eosinophil granulierten Leukocyten „myelogen“, knochenmätkiger Abstammung, die kleinen und großen Lymphocyten entstehen aus dem Lymphoidsystem, die großen mononuklearen Leukocyten, Uebergangsformen und polynukleären können aber aus der Milz oder auch aus dem Knochenmarke stammen.

Nach Bannwarth (1891) bildet die Milz eosinophyl granulierten Leukocyten, weil er im Anfang der Milzvenen sehr viele eosinophil granulierten Leukocyten fand.

Nach einer Behauptung von Vulpus (1894) ist es zwar möglich, daß die Milz farblose Blutzellen bildet, doch ist hierfür keinerlei Beweis vorhanden, weil bei der Vergleichung des Blutes der Arterie und Vena lienalis ein größerer Unterschied nicht aufweisbar ist.

Kossellet (1897) sagt, daß die Milzvene bei einem gesunden Tiere viel mehr Leukocyten enthält, als die Milzarterie und in der Vene zweimal so viel junge Zellen sind, als in der Arterie.

Den primitiven Dualismus Einhorns (1884) übernimmt und baut Ehrlich aus.

Da es bekannt war, daß die Lymphocyten bei den Erkrankungen der Lymphknoten, wie auch in t. b. c., granulomatosis-Hodkinscher Erkrankung, Lymphosarcoma, sich verminderten, betrachtete er die ungranulierten Lymphocyten als ausschließlich aus den Lymphknoten, die granulierten Leukocyten aber als aus dem Knochenmarke stammend. Auf Grund Kurloffs splenektomischen Untersuchungen, daß nach der Entfernung der Milz die Zahl der farblosen Blutzellen im zirkulierenden Blute sich nicht nur vermindert, sondern sich sogar vermehrt hätte, anderseits aber in der Verhältniszahl der einzelnen Arten keine große Veränderung einträte, hält Ehrlich die Blutbildung der Milz für sehr unbedeutend. Den Reichtum der Vena lienalis an farblosen Blutzellen hält Ehrlich, im Gegensatz zu den früheren Forschern, da die Daten widersprechende sind, was er mit einer fluktuierenden Bildung erklärt, für nicht entscheidend wichtig.

Obzwar die Milz keine granulierten Leukocyten bildet, hält er sie doch als mit dem Myeloidsystem verwandt, weil nach seiner Ansicht die Milz große mononukleare Leukocyten und Uebergangsformen bilden kann, welche Zellen hauptsächlich aus dem Knochenmark entstehen.

Nach Laudénbach, Uskow und Selinow (1899) gehen die reifen großkernigen Lymphocyten der Milz bei dem Hunde in polymorphkernige Leukocyten über.

Pappenheim hält (1900) die großen mononuklearen Leukocyten beim gesunden Menschen als aus der Milz entstammend. Er betont aber, daß diese Zellen nicht nur in der Milz, sondern in den Lymphknoten wie auch in dem Knochenmarke auffindbar sind, ebenso wie die granulierten Leukocyten. Die großen mononuklearen Leukocyten aber zählt er im Gegensatz

zu Ehrlich nicht zu dem Myeloidsystem, sondern zu den Lymphocyten des Lymphoidsystems und leugnet den Uebergang dieser Zellen zu den granulierten Leukocyten.

Dominici (1900—1901) spritzt bei einem seiner Versuche Typhusbazillen in das Blut eines Kaninchens und bei einem anderen seiner Versuche sieht er nach wiederholten Aderlässen die Milz sich vergrößern und findet in der Pulpe eine Menge von Myelocyten und Riesenzellen; er beweist ferner, daß diese Zellen aus den autochthonen großen mononuklearen Leukocyten hervorgingen.

Bezüglich des Reichtums der farblosen Blutzellen in der Milzvene bemerkt Weidenreich (1901), daß die alten Angaben nur annähernd richtig sind, weil das Verhältnis zwischen den farbigen und farblosen Blutzellen von ihrer Bildung in der Milz abhängt, welche abwechselnd bald kleiner, bald aber größer ist. Im Schnitte zählt er den Gehalt der Pulpavenen und findet, daß das Verhältnis sehr verschieden ist, da er in der einen nur einzelne oder gar keine farblosen Zellen, in der anderen aber ausschließlich farblose Zellen findet. Er nimmt an, daß im Mittel in dem Blute der Milzvene 15 farbige Blutzellen auf eine farblose fallen.

Sein größter Fehler ist, daß er Hirts Angabe akzeptiert, wonach in der Arteria lienalis das Verhältnis abgerundet 1 : 2200 ist, anderseits aber nach Angaben der älteren Autoren sich das Verhältnis in der Vene auf 1 : 30 stellt, er betont, daß in der Milzvene ca. 70 mal mehr farblose Blutzellen sind, als in der Arteria lienalis.

Wolff (1902) behauptet, daß die Milz die großen mononuklearen Leukocyten bildet.

Paton, Goulland und Pauler (1902) halten die farblose Blutzellenbildung der Milz beim Hunde, bei der Katze und beim Kaninchen für unbedeutend. Das Blut der Milzvene mit dem Blute der Milzarterie oder der Arteria carotis communis vergleichend, fanden sie keine erheblichen Unterschiede; nur die Menge der polymorphkernigen Leukocyten war etwas größer in dem Blute der Milzvene.

Türk (1904) hält die großen Mononuklearen für die speziellen Elemente der Milz, da die Milzpulpa hauptsächlich aus diesen Leukocyten besteht. Er nennt sie „Splenocyten“ und leugnet Ehrlichs Behauptung betreffs der Uebergangsmöglichkeit dieser Zellen zu den granulierten Leukocyten; „diese sind eigentümliche Zellen, Produkte eines rudimentären Leukocytenbildungssystems, welches mit dem Myeloidsystem verwandt ist“.

Nach Löwit (1907) ist die relative Menge der farblosen Blutzellen in der Milzvene des Meerschweinchens 30—80 mal größer. Das Plus machen die kleinen und großen Lymphocyten; aber nicht bei allen Tieren ist eine Vermehrung zu konstatieren, was er damit erklärt, daß die farblose Blutzellenbildung der Milz nicht ständig und nicht gleichmäßig, sondern höchstwahrscheinlich zeitweise wechselnd sei. Dieses entspricht auch der alten Flemmingschen Anschauung, wonach die Bildung der Lymphocyten in den Lymphknoten gleichfalls nicht ständig, sondern wechselnd ist.

Für die relativen Zahlen der einzelnen Zellarten gibt er folgende Daten an:

Kaninchen [Nr. 12.

	Kleine u. gr. Lymphocyten	gr. mono. u. Uebergf.	Amphoph.	Mastz.
Ohrblut	15%	1,6%	71,8%	1%
Milzvene	37%	10%	53 %	—

Meerschwein.

				eosin.
Kapillarenblut	30%	2 %	65,4%	2,6%
Milzvene	81%	15 %	4 %	—

Katze

Kapillarenblut	21,4%	0,7%	78,9%	—
Milzvene	37%	5 %	50 %	3 %

Um die Verdauungsleukocytose feststellen zu können, zählen S c h w e n k e n b e c h e r und S i e g e l die Menge der farblosen Blutzellen hauptsächlich in den verschiedenen Gefäßen von mit Aether narkotisierten Hunden.

Als Erfolg ihrer Versuche, wie die Tabelle unten zeigt, konstatieren sie, daß der farblose Blutzelleninhalt der Milzvene größer ist als bei den peripheren Gefäßen, aber den Zellenreichtum der Milzvene erklärt man hauptsächlich aus dem Zurückhalten der aus dem Knochenmarke gebildeten Zellen, und nur in zweiter Linie deutet man ihn, als aus der lokalen Lymphocytenbildung entstanden.

Gut genährter H u n d , seit 24 Stunden ohne Nahrung:

Zeit		Ohrvene	13 650 Leukocyten
9,30			
„ 12,30	bekommt 2000 g Fleisch		
„ 3,15		Ohrvene	19 200 „
„ 4,09		Milz	119 200 „
„ 4,08		Leber	23 700 „

H u n d.

Zeit		Ohrvene	10 800 „
8,45			
„ 8,55	bekommt 50 g Fleisch		
„ 10,30		Ohrvene	13 000 „
„ 12,24		Milz	19 600 „
„ 12,25		Leber	16 000 „

C. Das untersuchte Material.

Weil die Angaben über die Bildung der farblosen Blutzellen der gesunden Milz sich widersprechen, untersuchte ich die Arten und die Größe der durch die Milz gebildeten Zellen, in zweiter Reihe aber die relativen Verhältnisse derselben.

Da ich über die Blutzellenbildung der Milz in den verschiedenen Abschnitten des postfötalen Lebens überhaupt keine Angaben in der Literatur vorfand, trachtete ich die Bildung von farblosen Blutzellen der Milz in jedem Alter so bei dem Kinde, wie auch bei dem Erwachsenen und Greise zu untersuchen.

Außer dem Leichenmaterial, das dem Gerichtsärztlichen, wie auch Pathologisch-anatomischen Institute Nr. I. der königlich-ungarischen Universität zu Budapest entnommen wurde und für welches ich dem Herrn Universitätsadjunkten Dr. Elemér Gyulay und dem Herrn Universitätsprofessor Dr. Béla Entz besten Dank sage, dienten Hunde, Katzen und Kaninchen als Untersuchungsobjekte.

Um ein allgemeines Bild über die Arten der von der Milz gebildeten farblosen Blutzellen zu gewinnen, untersuchte ich auch die von der Milz gebildeten Zellen von Pferden, Rindern und Schweinen, ferner von Nagetieren: Maus, Ratte, Meerschweinchen und von Vögeln die der Taube.

Natürlich mußte ich das Hauptgewicht auf die zur Kontrolle an Tieren angestellten Untersuchungen legen, auf welche ich in einer folgenden Abhandlung noch zurückkomme.

Die genaue Zählung der absoluten Blutzellenmenge des Leichenmaterials gelang nur bei ganz frischen Leichen, andernfalls färben sich die Aufstrichpräparate schlecht; was aber den Untersucher in größte Verlegenheit bringen kann, ist, daß es sich nicht genau feststellen läßt, ob der Tod während der Verdauung oder im Hungerstande eintrat.

D. Untersuchungsmethoden.

Da die Milzpulpa keine Lymphgefäße enthält, kann nur die Milzvene die gebildeten Blutzellen abführen. Eben deshalb hatte ich zur Feststellung der Menge und Arten der von der Milz gebildeten farblosen Blutzellen folgenden scheinbar einfachen Weg gewählt:

1. Mittels Bürkers Zählungsapparates hatte ich die Menge der farbigen wie auch der farblosen Blutzellen in einem cmm Blut der Milzarterie festgestellt. Um auch die absolute Menge und den Prozentsatz der einzelnen farblosen Blutzellenarten in einem cmm Blute konstatieren zu können, zählte ich gleichzeitig mit sämtlichen farblosen Blutzellen mittels Kompensationsokular Nr. 18 die einzelnen Zellarten: die Lymphocyten, die großen mononuklearen, die eosinophil und neutrophil granulierten Leukocyten.

2. Auf gleiche Weise untersuchte ich die farbige und farblose Blutzellenmenge in einem cmm der Milzvene wie auch die absolute und prozentuelle Zahl der einzelnen Blutzellenarten.

3. Aus dem Blute der Milzvene und Milzarterie hatte ich Aufstrichpräparate hergestellt. In den Aufstrichpräparaten stellte ich ferner zur Kontrolle durch Zählung von 200 Zellen die relativen Verhältnisse der einzelnen farblosen Blutzellenarten fest.

4. Aus den mit 10% Formalin fixierten Milzstückchen stellte ich mittels Tellyesniczky'schen und Krause'schen Gefrierzylinders dem Zwecke entsprechende 6—10 μ dicke Schnitte her. In den Schnitten untersuchte ich außerdem noch zur Kontrolle die farblosen Blutzellen der Milzpulpavenen.

Die Schnitte und Aufstrichpräparate färbte ich hauptsächlich nach Pappenheim's panoptischer Weise; zur Färbung der neutrophilen Granulationen benützte ich die Ehrlich'sche Mischung, zur Darstellung der basophilen Färbung des Plasmas aber bediente ich mich mit Pappenheim's Methylgrün-Pyronin oft noch der Modifikation Kristallowitz.

Die Gefrierschnitte trocknete ich nach Eiweißeinklebung über der Bunsenflamme oder in freier Luft, die Färbung störenden Fette und Lipide extrahierte ich nach Möglichkeit mit Methylalkohol und Aether, dann färbte ich sie mittels Essigsäure differenzierter Giemsa-Färbung, nach Pappenheim's panoptischer und panchromer Weise, ferner nach der Modifikation Krause der Ehrlich-Biondi'schen Färbung.

Während meiner Untersuchungen fand ich, daß die Leukopoëse der gesunden Milz, genau wie die farblose Blutzellenmenge des zirkulierenden Blutes von den Tageszeiten, von der Verdauung und von dem Alter abhängt.

Um der durch die Verdauungsleukocytose verursachten Abänderung auszuweichen, bespreche ich in dieser Abhandlung meine vorgenommenen Untersuchungen nur bei frischen, durch Unfall oder Selbstmord Verstorbenen verschiedenen Alters, bei deren Obduktion leerer Magen, fast leeres Duodenum und Jejunum vorgefunden wurde.

Hiebei muß ich betonen, daß die zur Kontrolle angestellten oftmaligen Tierexperimente fast vollkommen den Angaben der hier angeführten Tabellen entsprechen.

E. Eigene Untersuchungen.

a) neugeborenes Kind.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	11 442	58,9	19 566	60	< 1,7	+ 1,1 %
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	1 923	9,9	4 792	14,66	< 2,5	+ 4,76%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	427	2,2	751	2,30	< 1,2	+ 0,1 %
Basophil granu- lierte Leukocyten	58	0,3	55	0,20	> 1,12	- 0,1 %
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	5 576	28,70	7 640	22,84	< 1,32	- 5,86%
Z u s a m m e n:	19 426	100	32 660	100	< 1,7	
Farbige Blutzellen	6 516 987		6 618 400			
Normoblasten	31%		36%			

Wie die erste Tabelle zeigt, enthält beim neugeborenen Kinde die Milzvene 1,7mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis.

In der Milzvene des Neugeborenen sind der Leukocytenmenge und dem Verhältnisse des zirkulierenden Blutes entsprechend 3mal mehr Lymphocyten als neutrophil granulierten Leukocyten und von den durch die Milz gebildeten Zellen ist die Zahl:

1. der großen mononuklearen Leukocyten und Uebergangsformen 2,5 mal mehr,
2. die der Lymphocyten 1,7mal mehr,
3. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,32 mal,
4. die der eosinophil granulierten Leukocyten aber 1,2 mal mehr, als in der Arteria lienalis.

b) einjähriges Kind.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	7 129	51,3	12 645	52,00	< 1,77 + 0,7%	
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	1 429	10,3	3 648	15,00	< 2,55 + 4,7%	
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	458	3,3	1 556	6,40	< 5,3 + 3,1%	
Basophil granu- lierte Leukocyten	42	0,3	49	0,20	— —	
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 838	34,8	6 420	26,40	< 1,33 — 8,4%	
Z u s a m m e n:	13 869	100	24 318	100	< 1,75	
Farbige Blutzellen	5 246 320		5 136 000			
Normoblasten	30,5%		37,2%			

Beim einjährigen Kinde enthält die Milzvene 1,7mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis und ist in der Milzvene die absolute Menge der Lymphocyten, der farblosen Blutzellenmenge und dem Verhältnisse der Arten des zirkulierenden Blutes entsprechend 1,5 mal größer als die der neutrophil granulierten Leukocyten.

In der Milzvene ist die Zahl der durch die Milz gebildeten einzelnen farblosen Blutzellenarten:

1. die der eosinophil granulierten Leukocyten 3,3mal,
2. die der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 2,55 mal,
3. die der Lymphocyten 1,77mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,53 mal mehr als in der Arteria lienalis.

c) zweijähriges Kind.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse. %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	4 418	47	8 787	49,2	< 1,98	+ 2,2%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	1 081	11,5	2 661	14,9	< 2,46	+ 3,4%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	188	2	410	2,3	< 2	+ 0,3%
Basophil granu- lierte Leukocyten	19	0,2	18	0,1	—	—
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	3 694	39,3	5 984	33,5	< 1,6	— 5,8%
Z u s a m m e n:	9 400	100	17 860	100	< 1,84	
Farbige Blutzellen	5 128 000		5 223 000			
Normoblasten	—		4%			

Bei einem zweijährigen Kinde enthält die Milzvene 1,81mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis und der farblosen Blutzellenmenge und dem Verhältnisse des zirkulierenden Blutes entsprechend sind noch immer mehr Lymphocyten als neutrophil granulierten Leukocyten.

Von den einzelnen Blutzellenarten ist in der Milzvene die Zahl:

1. der großen mononuklearen Leukocyten und Uebergangsformen 2,46 mal,
2. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2 mal,
3. die der Lymphocyten 1,98 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,6 mal größer als in der Arteria lienalis.

d) dreijähriges Kind.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	3 310	37,2	6 096	38,1	< 1,8	+ 0,9%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	979	11,0	2 288	14,3	< 2,34	+ 3,3%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	249	2,8	416	2,6	< 1,7	— 0,2%
Basophil granu- lierte Leukocyten	27	0,3	32	0,2	—	—
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 335	48,7	7 168	44,8	< 1,6	— 3,9%
Z u s a m m e n:	8 900	100	16 000	100	< 1,77	
Farbige Blutzellen	5 246 000		5 356 000			
Normoblasten	—		2,6%			

Beim dreijährigen Kinde enthält die Milzvene 1,77mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis und sind von den durch die Milz gebildeten Zellen der Leukocytenmenge und dem Verhältnisse des zirkulierenden Blutes entsprechend schon mehr neutrophil granulierten Leukocyten als Lymphocyten.

In der Milzvene ist die Zahl der einzelnen farblosen Blutzellen:

1. die der mononuklearen Leukocyten und Uebergangsformen 2,34 mal
2. die der Lymphocyten 1,8 mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 1,7 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,6 mal mehr als in der Arteria lienalis.

e) vierjähriges Kind.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	2 839	33,4	5 588	34,6	< 2	+ 1,2%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	935	11	2 326	14,4	< 2,5	+ 3,4%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	221	2,6	387	2,4	< 1,76	— 0,2%
Basophil granu- lierte Leukocyten	26	0,3	32	0,2	—	—
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 479	52,7	7 816	48,4	< 1,7	— 4,3%
Z u s a m m e n:	8 500	100	16 150	100	< 1,9	
Farbige Blutzellen	5 026 000		5 146 000			
Normoblasten	—		1,8%			

Bei einem vierjährigen Kinde enthält die Milzvene 1,9mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis und von den farblosen Blutzellen der Milzvene ist die absolute Zahl der neutrophil granulierten Leukocyten größer, als die der Lymphocyten. Die Zahl:

1. der Mononuklearen und Uebergangsformen ist 2,5 mal,
2. die der Lymphocyten 2 mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 1,76 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,7mal mehr als in der Arteria lienalis.

f) fünfjähriges Kind.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	2 053	26	4 577	27,6	< 2,3	+ 1,6%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	679	8,6	2 338	14,1	< 3,4	+ 5,5 %
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	213	2,7	448	2,7	< 2	—
Basophil granu- lierte Leukocyten	24	0,3	26	0,16	—	—
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 927	62,4	9 194	55,44	< 2	— 6,96%
Z u s a m m e n:	7 896	100	16 583	100	< 2,1	
Farbige Blutzellen	5 019 000		5 006 983			
Normoblasten	—		—			

Bei einem fünfjährigen Kinde enthält die Milzvene 2,1mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis und in der Vena sind beiläufig 2mal mehr neutrophil granulierten Leukocyten als Lymphocyten.

Von den einzelnen Blutzellenarten der Milzvene ist die Zahl:

1. der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 3,4mal,
2. die der Lymphocyten 2,3mal,
3. die der neutrophil granulierten Leukocyten 2mal,
4. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2mal mehr als in der Arteria lienalis.

g) neunzehnjähriges Mädchen.

In 1 cmm Blute der Arteria lientalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lientalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	2 000	26,31	2 916	23,98	< 2,43	— 2,38%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	600	7,9	2 160	17,75	< 3,6	+ 10,15%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	167	2,2	384	2,82	< 2,3	+ 0,62%
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 833	63,59	6 703	55,45	< 1,38	— 8,14%
Z u s a m m e n:	7 600	100	12 163	100	< 1,6	
Farbige Blutzellen	4 327 900		4 127 576			

Bei einem neunzehnjährigen Mädchen enthält die Milzvene 1,6 mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lientalis.

In der Milzvene sind 2 mal mehr neutrophil granulierten Leukocyten als Lymphocyten und von den einzelnen farblosen Blutzellenarten ist die Zahl:

1. der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 2,6 mal,
2. die der Lymphocyten 2,43 mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2,3 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,38 mal mehr als in der Arteria lientalis.

h) siebenundzwanzigjähriger Mann.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	1 964	25,87	4 207	28,26	< 2,14	+ 2,39%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	532	7,00	1 102	7,4	< 2,07	+ 0,40%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	76	1,00	149	1,00	< 2	—
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	5 024	66,13	9 430	63,34	< 1,9	— 2,79%
Z u s a m m e n:	7 596	100	14 888	100	< 1,9	
Farbige Blutzellen	4 916 000		4 856 000			

Bei einem siebenundzwanzigjährigen Manne enthält die Milzvene 1,9 mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis.

In der Milzvene sind beiläufig 2 mal mehr neutrophil granulierte Leukocyten als Lymphocyten und von den einzelnen farblosen Blutzellenarten ist die Zahl:

1. der Lymphocyten 2,14 mal,
2. die der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 2,7mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,9 mal mehr als in der Arteria lienalis.

i) vierunddreißigjährige Frau.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	1 872	26	4 153	30,62	< 2,21	+ 5,62%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	389	5,4	868	6,4	< 2,23	+ 1 %
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	94	1,3	203	1,5	< 2,75	+ 0,2 %
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 846	67,3	8 339	61,48	< 1,7	— 5,82%
Z u s a m m e n:	7 201	100	13 563	100	< 1,9	
Farbige Blutzellen	4 429 000		4 416 596			

Bei einer vierunddreißigjährigen Frau enthält die Milzvene beiläufig 1,9 mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis.

In der Milzvene sind 2 mal mehr neutrophil granulierten Leukocyten als Lymphocyten und von den einzelnen farblosen Blutzellenarten ist die Zahl:

1. der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 2,23 mal,
2. die der Lymphocyten 2,21 mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2,15 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,7 mal mehr als in der Arteria lienalis.

j) dreiundvierzigjähriger Mann.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse ‰	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse ‰	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	1 605	23,6	3 669	25,77	< 2,25	+ 2,17%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	401	5,9	922	6,57	< 2,3	+ 0,67%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	163	2,4	352	2,5	< 2,16	+ 0,1 %
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 631	68,1	9 273	65,16	< 2	— 3,64%
Z u s a m m e n:	6 800	100	14 216	100	< 2,14	
Farbige Blutzellen	4 527 000		4 416 000			

Bei einem dreiundvierzigjährigen Manne ent-
hält die Milzvene 2,14 mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria
lienalis.

In der Milzvene ist die absolute Menge der neutrophil granulier-
ten Leukocyten beiläufig 2,5 mal mehr als die der Lymphocyten,
und von den einzelnen farblosen Blutzellenarten ist die Zahl:

1. der großen mononuklearen Leukocyten und Uebergangs-
formen 2,3 mal,
2. die der Lymphocyten 2,25 mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2,16 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten aber 2,1 mal
mehr als in der Arteria lienalis.

k) einundsechzigjähriger Mann.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalıs sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalıs sind:			
Blutzellen- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	1 054	19	2 227	21,8	< 2,1	+ 2,8%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	224	4	613	6	< 2,8	+ 2 %
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	112	2	225	2,2	< 2	+ 0,2%
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 200	75	7 151	70	< 1,7	-5%
Z u s a m m e n:	5 590	100	10 216	100	< 1,9	
Farbige Blutzellen	4 928 566		4 913 200			

Bei einem einundsechzigjährigen Mann enthält die Milzvene 1,9 mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis.

In der Milzvene sind 3 mal mehr neutrophil granulierten Leukocyten als Lymphocyten und von den einzelnen farblosen Blutzellenarten ist die Zahl:

1. der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 2,8 mal,
2. die der Lymphocyten 2,1 mal,
3. die der eosinophil granulierten Leukocyten 2 mal,
4. die der neutrophil granulierten Leukocyten aber 1,8 mal mehr als in der Arteria lienalis.

d) achtundsiebzigjähriger Greis.

In 1 cmm Blute der Arteria lienalis sind:			In 1 cmm Blute der Vena lienalis sind:			
Leukocyten- arten	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	abso- lute Menge	rela- tive Ver- hält- nisse %	Um wie viel mehr oder weniger in der Vene	
					abso- lute	rela- tive
Lymphocyten	859	15,3	1 602	18	< 1,9	+ 2,7%
Große Mononuklea- re und Ueber- gangsformen	297	5,3	499	5,6	< 1,6	+ 0,3%
Eosinophil granu- lierte Leukocyten	149	2,6	213	2,4	< 1,4	— 0,2%
Neutrophil granu- lierte Leukocyten	4 301	76,8	6 583	74,0	< 1,53	— 2,8%
Z u s a m m e n:	5 605	100	8 900	100	< 1,6	
Farbige Blutzellen	4 012 000		4 011 500			

Bei einem achtundsiebzigjährigen Greis ent-
hält die Milzvene 1,6 mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria
lienalis.

In der Milzvene sind 4 mal mehr neutrophil granulierten Leuko-
cyten als Lymphocyten und von den einzelnen Blutzellenarten ist
die Zahl:

1. der Lymphocyten 1,9 mal,
2. die der großen Mononuklearen und Uebergangsformen 1,6 mal,
3. die der neutrophil granulierten Leukocyten 1,53 mal,
4. die der eosinophil granulierten Leukocyten aber 1,4 mal
mehr als in der Arteria lienalis.

F. Die Blutzellenbildungsleistung der Milz.

Zur Feststellung der Blutzellenbildung der Milz innerhalb 24 Stunden, konnte ich zwei Methoden verwenden.

Die eine Methode ist rein theoretisch: F. Verzar (1913) den der Leistung der Milz entsprechenden Oxygenverbrauch untersuchend stellte fest, daß 1 g der Milz, wie auch der anderen Eingeweideorgane, in 1 Minute 0,05 cmm Oxygen verbraucht. Nach zahlreichen Angaben über den Oxygeengehalt des arteriellen und des venösen Blutes verschiedener Tiere enthalten 100 cmm arteriellen Blutes 18,2 cmm Oxygen, 100 cmm venösen Blutes dagegen 13,2 cmm Oxygen, was übrigens mit der Methode Haldanes leicht festgestellt werden kann.

Also 100 cmm Blut der Arteria lienalis übergibt, während es die Milz durchfließt, 5 cmm Oxygen den Geweben, 1 cmm durchfließendes Blut also 0,05 cmm; da aber 1 g der Milz in 1 Minute 0,05 cmm Oxygen verbraucht, so schickt folglich 1 g der Milz in 1 Minute durch die Vena lienalis 1 cmm Blut weiter.

Im Besitze dieser wichtigen Angabe, welche ich übrigens auch aus der Blutstromgeschwindigkeit der Vena lienalis feststellte, da ich die Zahl der farblosen Blutzellen der in 1 cmm der Milzarterie und Milzvene befindlichen Blutes kannte, konnte ich die farblose Blutzellenbildungsleistung innerhalb 24 Stunden der Milz berechnen.

Der farblose Blutzelleninhalt der Milzvene, wenn wir die durch die einzelnen Tageszeiten und Verdauungen hervorgerufene Leukopoëse der Milz in Betracht nehmen, ist absolut 1,9 mal größer als die farblose Blutzellenmenge der Arteria lienalis. Wenn wir die Zahl der farblosen Blutzellen in der Milzarterie auf 8000 schätzen, dann sind in der Milzvene 1,9 mal mehr, also 15 200 Leukocyten, und weil 1 g der Milz in 1 Minute 1 ccm d. h. 1000 cmm weiterschickt, dann bildet eine etwa 100 g schwere Milz in 1 Minute $15\,200 \times 100 \cdot 1000 = 1\,520\,000\,000$ Leukocyten, in 60 Minuten $1\,520\,000\,000 \times 60 = 91\,200\,000\,000$, oder 91 Milliarden 200 Millionen, in 24 Stunden aber $912 \times 24 = 2$ Billionen 189 Milliarden.

Das ist eine fast unverständliche Zahl, wenn wir bedenken, daß in 3,5 Liter des zirkulierenden Blutes eines 70 kg schweren Mannes die Gesamtzahl der Leukocyten nur etwa 28 Milliarden ist. Die während 24 Stunden gebildeten etwa 37mal mehr farblose Blutzellen der Milz können nur in der Verdauungsleukocytose verschwinden.

G. Zusammenfassung.

Zur Zeit herrschen über die Größe der Bildung von farblosen Blutzellen der gesunden Milz zwei entgegengesetzte Ansichten.

Die Anhänger der polyphyletischen Lehre halten die Bildung farbloser Blutzellen der gesunden Milz für unbedeutend, während die Monophyletiker hauptsächlich nach den Angaben der Forscher des vorigen Jahrhunderts sie für außerordentlich groß erachten.

Wenn die Angaben Vierordts (55) Hirts (55), Funkes (63) und Weidenreichs (901) wahr gewesen wären, wonach in der Milzvene 120 mal, 31 mal, 190 mal oder 70 mal mehr Leukocyten sind als in der Milzarterie, wenn z. B. in einem cmm Blut der Milzarterie 8000 Leukocyten sind — dann enthielte ein cmm Blut der Milzvene 800 000, 248 000, 1 520 000 oder 5 600 000 Leukocyten.

Wenn ich unter den Angaben von Hirt die kleinste annehme, so wären in einem cmm Blut der Milzvene 248 000 000 Leukocyten.

Anderseits habe ich durch meine Experimente festgestellt, daß 1 g der Milz in 1 Minute 1 cmm Blut durch seine Milzvene weiterschickt.

Im Besitze dieser Angabe habe ich ausgerechnet, daß bei einem Manne, der eine etwa 100 g schwere Milz und 35 Liter zirkulierendes Blut hat, bei dem die Zahl der im Blute zirkulierenden sämtlichen Leukocyten rund 28 Milliarden ist, die Milz innerhalb 24 Stunden 35 Billionen 712 Milliarden Leukocyten in das zirkulierende Blut schicken würde, d. h. die Milz würde innerhalb 24 Stunden das 1275fache sämtlicher Leukocyten des zirkulierenden Blutes bilden und, weil wir die Zahl der farblosen Blutzellen des zirkulierenden Blutes, abgesehen von den durch die Verdauung und Tageszeiten verursachten Schwankungen, für beständig erachten können, so würden, wenn sich die Angabe Hirts bewahrheiten würde, die farblosen Blutzellen nur 1 Minute zu leben haben.

Aus meinen Untersuchungen ergab sich, daß die Leukopoëse der gesunden Milz von drei Faktoren abhängt: 1. von dem Alter des Organismus, 2. von der Verdauung und 3., obgleich in geringerem Grade, von den Tageszeiten.

Im Mittei enthält die Milzvene in jedem Alter, beim Kinde, beim Erwachsenen, und beim Greise 1,84mal mehr farblose Blutzellen als die Arteria lienalis, aber das Verhältnis der Zellarten ist in jedem Alter verschieden. Beim Neugeborenen, beim ein- und

zweijährigen Kinde enthält die Milzvene, der Leukocytenmenge und dem Verhältnis des zirkulierenden Blutes entsprechend, von den der Milz entstammenden Zellen mehr Lymphocyten als neutrophil granulierten Leukocyten.

Vom dritten Jahresalter angefangen, im 4. und 5. Jahre bildet die Milz auf Kosten der Lymphocyten beständig mehr und mehr neutrophil granulierten Zellen, so daß in der Milzvene eines sechsjährigen Kindes die absolute Menge die der Milz entstammenden neutrophil granulierten Leukocyten schon 2 mal so groß ist, als die der Lymphocyten.

Vom 6. Jahre bis zum 40. Jahre beträgt in der Milzvene die absolute Zahl der neutrophil granulierten Leukocyten beständig 2 mal so viel als die der Lymphocyten.

Vom 40. Jahr angefangen erhöht sich die absolute Zahl der neutrophil granulierten Leukocyten gleichmäßig: vom 40.—60. Jahre sind in der Milzvene 2 mal, vom 60.—70. Jahr 3 mal, vom 70.—80. aber 4 mal so viel neutrophil granulierten Leukocyten als Lymphocyten.

Außer dem soeben beschriebenen gegenseitigen Verhältnisse der neutrophil granulierten Leukocyten und Lymphocyten ist es auffallend, daß die Milz vom 11.—12. Tage nach der Geburt angefangen bis zum Ende des 1. Monats sehr viele eosinophil granulierten Leukocyten bildet.

Im Grunde ist aber in den verschiedenen Lebensaltern das relative Plus einzelner Zellenarten der Milzvene, den entsprechenden Zellen der Arterie angemessen, übereinstimmend.

In diesem Sinne sind beim Neugeborenen in der Milzvene von den der Milz entstammenden Zellen lymphoide Zellen: relativ dominierend die großen mononuklearen Leukocyten und Lymphocyten. Von den granulierten Zellen bildet die Milz relativ mehr neutrophil und weniger eosinophil granulierten Leukocyten.

Vom 5. Jahre angefangen ist relativ von den der Milz entstammenden Zellen — im Verhältnis zu den entsprechenden Zellen der Arterie, wie beim Neugeborenen selbst — die Zahl der lymphoiden Zellen am größten, unter den granulierten Zellen aber ist die relative Zahl der eosinophil granulierten Leukocyten größer als die der neutrophil granulierten Leukocyten.

Die Milz nimmt also in jedem Lebensalter an der Bildung sämtlicher farblosen Blutzellenarten,

die basophil granulierten Leukocyten ausgenommen, unseres zirkulierenden Blutes teil. Die von der 2. Hälfte des ersten Monates bis zum Ende des 3. Jahres sich erstreckende Zeit ausgenommen, in welcher sie hauptsächlich Lymphocyten und große mononukleare Leukocyten bildet, führt sie in jedem Lebensalter in erster Reihe neutrophil granulierten Leukocyten, nachher in der Reihenfolge Lymphocyten, große mononukleare Leukocyten und eosinophil granulierten Leukocyten in unser zirkulierendes Blut.

H. Literaturverzeichnis

- Bannwarth, 1891, Untersuchungen über die Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38. S. 345.
- Dominici, H., 1900, Sur l'histologie de la rate normale. Arch. de Med. exper. et d'Anat. pathol. Tom. 12.
- Derselbe, 1901, Sur l'histologie de la rate à l'état normal et pathologique. Arch. de Med. exper. et d'Anat. pathol. Tom. 13. p. 1.
- Ebner, V. v., 1902, A. Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. 3.
- Ehrlich, P., 1878/79, Ueber die spezifischen Granulationen des Blutes. Verhandlung der Physiologischen Gesellschaft zu Berlin. Arch. f. Anat. u. Physiologie. Phys. Abt. 1879. S. 166.
- Derselbe, 1889, Methodologische Beiträge zur Physiologie u. Pathologie der verschiedenen Formen der Leukocyten. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. I. S. 553.
- Ehrlich, P. und Lazarus, 1898, Die Anämie. I. Abt.: Norm. und path. Histologie des Blutes. I. Aufl.
- Einhorn, M., 1884, Ueber das Verhalten der Lymphocyten zu den weißen Blutkörperchen. Inaug.Dissert. Berlin.
- Funke, O., 1851, Ueber das Blut der Milzvene. Inaug.-Dissert. Leipzig. Nebst 1 lithogr. Taf.
- Derselbe, 1863, Lehrbuch der Physiologie. Bd. I.
- Hirt, F. H., 1855/56. Decopia relativa corpusculorum sanguinis alborum. Diss. inaug. Lipsiae. Deutsch bearbeitet in Müllers Archiv, 1856, p. 174. Ueber das numerische Verhältnis zwischen den weißen und roten Blutzellen.
- Kölliker, A., 1849, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Milz in Mitteil. der Zürich. nat. Gesellschaft. p. 120.

- Derselbe, 1849, Ueber blutkörperchenhaltende Zellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I, S. 261 und Bd. II, S. 115.
- Derselbe, 1849, Art. Spleen. in Todd's Cyclopaedia of Anat.
- Derselbe, 1856, Bemerkungen über die Resorption des Fettes im Darm, über das Vorkommen einer physiologischen Fettleber bei jungen Säugtieren und über die Funktion der Milz. Verh. der phys. und Med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. VII. S. 174.
- Derselbe, 1859, Handbuch der Gewerbelehre. IV. Aufl.
- Derselbe, 1867, Handb. der Gewebelehre. V. Aufl.
- Kochéleff, M. A. N., 1897, De l'influence de l'hyperémie et de l'anémie de la rate sur la constitution morphologique des globules blancs du sang. Arch. des Sc. biol. de St. Pétersbourg, VI. 1. p. 17.
- Laudenbach, M. J., 1897, Recherches experimentales sur la fonction hémopoétique de la rate. Arch. de Phys. IX. 2. p. 385.
- Löwit, M., 1907, Die Entstehung der polynuklearen Leukocyten. Folia Haematologica. Bd. IV. S. 473.
- Pappenheim, A., 1900, Von den gegenseitigen Beziehungen der farblosen Blutzellen zueinander. I. und II. T. Virchows Archiv Bd. 159 und 160. S. 40 bzw. 1.
- Paten, D. Noël-Gulland, G. Lovell and Fowler, J. S., 1902, The relationship of the spleen to the formation of the blood corpuscles. The Journ. of physiol. Bd. 28. S. 82.
- Schwenkenbecher und Siegel, 1908, Ueber die Verteilung der Leukocyten in der Blutbahn. Deutsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 92. S. 303.
- Selinow und Uskow, 1897, De la rate suivant les globules blancs du sang et le nombre de ces derniers. Arch. des Sc. biol. de St. Pétersbourg. V. 1. p. 14.
- Tellyesniczky, K. v., 1906, Die Milz. (Splen, Lien.) Ellenbergers Handb. der vergl. mikr. Anat. der Haustiere. Bd. II. S. 267.
- Türk, W., 1904, Vorlesungen über klinische Hämatologie. I. T.
- Verzár, Fr., 1913, Die Größe der Milzarbeit. Biochem. Zeitschr. Bd. 53. S. 69.
- Vierordt, H., 1854, Beiträge zur Physiologie des Blutes. Arch. f. phys. Heilkunde. XIII. 2. 3.
- Vulpinus, A., 1894, Beiträge zur Chirurgie und Physiologie der Milz. Beitr. zur. klin. Chirurg. XI. 3. S. 633.
- Weidenreich, Fr., 1901, Das Gefäßsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58. S. 247.
- Derselbe, 1905, Ueber die Entstehung der weißen Blutkörperchen im postfötalen Leben. Verh. der Anat. Gesellsch. Genf S. 71.
- Derselbe, 1909—1911, Die Leukocyten und verwandten Zellformen. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsg. Bd. 19.
- Wolff, A., 1902, Ueber die Bedeutung der Lymphoidzelle bei der normalen Blutbildung und bei Leukämie. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 45. S. 385.

Bakteroiden, Mitochondrien und Chromidien.

Ein Beitrag zur Entwicklung des Bindegewebes.

Von

Prof. Dr. **E. Trojan** (Prag).

Aus dem zoologischen Institute der Deutschen Universität in Prag.

Hierzu 1½ Tafeln und 4 Textfiguren.

Die Untersuchungen, die den Gegenstand vorliegender Mitteilung bilden, beziehen sich auf den marinen Ringelwurm *Chaetopterus variopedatus* Clap. In Anbetracht dessen, daß dieses Tier bis jetzt seltener wissenschaftlich bearbeitet wurde und im allgemeinen nicht genug bekannt sein dürfte, soll es nicht überflüssig erscheinen, wenn seine Abbildung hier beigegeben wird (Taf. XIII, Fig. 1). Den Verfasser hat das Objekt, das nebenbei bemerkt, über ein prächtiges Leuchtphänomen verfügt, bereits vor Jahren (1913) anlässlich seiner Studien mit leuchtenden Tieren interessiert. Bei derselben Gelegenheit wurden damals neben den Leuchtorganen auch andere eigenartige Hautdrüsen des Tieres beschrieben. Ueber diese Anfangsstudien des Objektes war schwerlich herauszukommen, da sich die Versorgung mit Material aus der Adria für unzulänglich erwies. Die unablässigen Bemühungen seitens des Leiters der ehemaligen k. k. zoologischen Station in Triest, Herrn Prof. *C o r i*, dem Verfasser Material in größeren Mengen und unversehrtem Zustande zu beschaffen, waren endlich von Erfolg gekrönt, als zur Zeit der Frühjahrs-Tag- und Nachtgleiche 1913 die ausgiebigen Fundorte im Triester Golf vor Capodistria und Zaole entdeckt wurden. Seitdem konnte an die Verwirklichung des Planes, eine *Chaetopterus*-Monographie zu schaffen, geschritten werden. Ein guter Teil der Arbeit ist bereits

erledigt, doch behindert der Weltkrieg seit seinem Ausbruche eine gedeihliche Fortsetzung und Vollendung des Werkes. So sieht sich der Verfasser nur ungern veranlaßt, gewisse Kapitel, denen im Verlaufe der weiteren Studien kaum etwas mehr hinzuzufügen sein wird, aus dem Zusammenhange loszulösen und vor der Vollendung des Ganzen zu publizieren. Als ein solches für sich abgeschlossenes Thema sieht er die Resultate an, die er hinsichtlich der Entstehung des fibrillär-faserigen Bindegewebes bei dem Wurm gewonnen hat.

Eine gelungene Konservierung des Chaetopterus gehört nicht zu den leichtesten Arbeiten und will erst gelernt sein. Das Tier ist nämlich im Leben von einer Zartheit wie die Ctenophoren, eine direkte Berührung mit ihm daher so wenig als möglich angezeigt. Dazu kommt noch das Vermögen der Autotomie, wie man die Eigenschaft nennen kann, insofern der Wurm nämlich, was früheren Autoren bereits bekannt war, zumeist an einer typischen Stelle des Körpers, ehe man sich dessen versieht, oder auch sonst an anderen Stellen entzweibricht. Mit Rücksicht auf das gesteckte Ziel einer monographischen Bearbeitung war es geboten, soviel der gangbaren Konservierungsmethoden anzuwenden als möglich. Einige mußten gleich nach dem ersten Versuch aufgegeben werden, da sie das Tier sofort zur Unkenntlichkeit entstellten. Wenn schon das äußere Aussehen arg mitgenommen war, was hätte man von der anatomischen und histologischen Untersuchung an solchen Exemplaren erwarten können? Bewährt haben sich einzig und allein die Fixierung in ungewöhnlich starkem Formol und in Kaliumbichromatgemischen. Für die vorliegende Studie war die letztgenannte Konservierungsart von Vorteil; der Umstand nun, daß sich gerade am Kaliumbichromatmaterial bei Anwendung der Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain in Schnitten ganz eigenartige, prägnante Bilder zeigten, die man bei anders fixiertem Material nicht zu sehen bekam, legte die Vermutung nahe, es könnte sich hier etwas zur Klärung der Mitochondrien- oder Chromidienfrage ausfindig machen lassen.

Die ersten Beobachtungen wurden gelegentlich der Studien über die Genese der Borsten des Wurmes gemacht. Zu diesem Zwecke erwies sich das Körperende des Tieres als äußerst vorteilhaft. Wie das Bild (Taf. XIII, Fig. 1) zeigt, verjüngt sich das Tier gegen das Schwanzende derart, daß das letzte Körpersegment sehr minutiös, fast von mikroskopischen Dimensionen ist. Man kann nach dem, was man bei der histologischen Betrachtung dieser Körperregion

wahrnimmt, direkt sagen, daß man gewissermaßen embryonale Gewebe vor sich hat; das gleiche gilt auch von den äußersten Spitzen aller Neuropodien. Und auf diese beiden Stellen beziehen sich hier zunächst die Angaben über die durchgeführten Untersuchungen. Zum leichteren Verständnis des Nachfolgenden sei einiges Allgemeine über den histologischen Bau der Körperdecke vorausgeschickt. Die Haut, der sogenannte Hautmuskelschlauch unseres Wurmes entbehrt einer Cuticula; es bildet somit das einfache Epithel der Hypodermiszellen die äußerste Schichte am Körper. Die Basalenden jener Zellen pflegen sonst am Annelidenleib auf einer Basalmembran, der Stützlamelle zu ruhen, unterhalb derer dann die Muskelzüge verlaufen, die gegen die Leibeshöhle von dem Peritoneum abgegrenzt sind. Dieses bei jedem Anneliden, im allgemeinen auch bei Chaetopterus zutreffende Schema gilt für das hinterste Schwanzende und die Neuropodienspitzen nicht. Hier bieten die Schnitte (Taf. XIII, Fig. 9) ein Bild, das wir an Stellen intensivsten Wachstums anzutreffen gewohnt sind. Syncytiale Verbände, wo die Abgrenzung der Hypodermiszellen (h) und sonstige Differenzierung kaum anhebt, werden hier angetroffen; einwärts von ihnen eine Anzahl von dicht nebeneinanderliegenden Kernen (k'), die sich von denen der Hypodermiszellen (k) wohl unterscheiden, denn sie sind größer und chromatinreicher. In der plasmatischen Grundsubstanz dieses Verbandes zeigt sich eine äußerst feine Granulation von gleichmäßiger Verteilung (Taf. XIII, Fig. 9 bh). Weiter nach innen wird man eine andere Körnelung gewahr, die den Charakter der Feinheit und Gleichmäßigkeit vermissen läßt. Es ist vielmehr ein feines Netz, in dessen Maschen größere Ansammlungen von Körnchen liegen. Körnchen gibt es auch in den Fäden des Netzes; aber man sieht sie beiderorts in verschiedenen Dimensionen und Formen, winzig kleine neben bedeutend größeren, kugelförmig neben elliptischen und stäbchenförmig verlängerten (Taf. XIII, Fig. 9, Taf. XIV, Fig. 11, 15, 27, 29, 32, ch). Die Kerne (Taf. XIII, Fig. 9 k') stehen hier in weiteren Distanzen voneinander als dies in der oberen Schichte der Fall ist und sind chromatinfrei; man sieht einen Nukleolus (n) deutlich in ihnen. Die Frage, ob die beiden Arten der Granulationen und Kernen in genetischem Zusammenhange stehen, vielleicht so, daß die weiter einwärts liegenden sich von den äußeren ableiten, war aus den Präparaten nicht zu entscheiden, wird aber aus verschiedenen Momenten, die weiter unten auseinandergesetzt werden sollen, wahrscheinlich gemacht. Denkbar

wäre ja folgendes: Wenn auch Zellgrenzen in dem ersteren syncytialen Verbande nicht zu erkennen sind, so muß angenommen werden, daß sich die Körnchen auf einzelne Zellareale mit je einem Zentrum, dem Kern, verteilen. Körperwärts nun aber wächst der Umfang der betreffenden Stelle; auch macht sich hier bereits allmählich der Einfluß der Muskeln geltend, kein Wunder, daß die Verteilung der Körnchen nicht gleichmäßig bleibt, sondern Orte, wo ihrer bald mehr, bald weniger sich zusammenfinden, abwechseln. Der Umstand aber, daß in diesen Formationen Größen- und Formdifferenzen der einzelnen Granula eintreten, deutet auf zwei Möglichkeiten hin, nämlich die des selbständigen Wachstums und Teilungsvermögens. Auch darüber mehr im Nachfolgenden.

Auf eine Eigentümlichkeit sei hier noch besonderer Nachdruck gelegt: Alle Körnchen zeigen die Neigung, sich hintereinander in Reihen zu ordnen; so kommen rosenkranzartige Fäden mit gleichmäßig entfernt aufeinanderfolgenden Körnchen (Taf. XIV, Fig. 18, 33 ch) zustande, aber auch solche mit ungleich verteilten (Taf. XIV, Fig. 10 ch). Dabei läßt sich beobachten, daß je länger die Körnchenreihen werden, ihr grobkörniger Charakter immer mehr nachläßt, bis alle die vorher so typischen und markanten Gebilde völlig geschwunden sind (Taf. XIV, Fig. 10, 12, 18, 19, 30, 33). Gelungene Tinktionen zeigen klar, daß ein Abbau der Körner zu Fäden hier stattfindet. In einigen Fällen sieht man nämlich, wie die gestreckten Körnchen von ihren beiden Enden her an Tinktionsvermögen verlieren, so daß endlich bloß ein mittleres Stück noch typisch gefärbt erscheint; und selbst hier greift oft die Farbe wenig oder gar nicht mehr an; bei eiförmigen und kugelrunden Körnchen schwindet die Färbbarkeit von der Peripherie her, so daß die Konturen ungenau werden. So läßt sich dank dem tinktoriellen Verhalten verfolgen, wie im Baumaterial Fäden einverleibt werden und dabei eine chemische Wandlung erfahren.

Auf ein Teilungsvermögen deuten solche Stellen hin, wo die Körnchen derart nebeneinanderliegen, als wären sie soeben aus einer Teilung hervorgegangen (Taf. XIV, Fig. 25 ch). Diese müßte allerdings spontan vor sich gehen, da irgendwelche gewohnte Anzeichen für eine solche, so namentlich die Streckung zur Hantelform nirgends zu beobachten ist. Und doch ist in mancher Gruppe wieder die Anordnung der Körnchen eine derart regelmäßige, daß man sie

schwerlich anders als eine Folge vorangegangener Teilung zu deuten vermöchte (Taf. XIV, Fig. 16, 21 ch).

Die Frage, woher die Granulationen kommen, war trotz aller Bemühungen an diesen Stellen der stets neu entstehenden Gewebe nicht zu lösen; hier liegen die Verhältnisse infolge der außerordentlichen Feinheit, aber zugleich auch der Massenhaftigkeit zu unklar; deutlicher wird das Bild weiter unterhalb in der Richtung körperwärts, wo die Differenzierung der Gewebe halbwegs in die Wege geleitet ist, namentlich die der Hypodermiszellen und deren Stützgewebe, der Basalmembran. Hier sieht man, gerade was letztere betrifft, bereits um einzelne Kerne dichteres Plasma, hier in rundlicher, dort in vieleckiger Form; wenn auch die Begrenzung manches noch zu wünschen übrig läßt, immerhin erwecken solche Bilder schon die Vorstellung von Zelleinheiten. Eine genaue Musterung derselben liefert die interessante Tatsache, daß sie nicht alle Kerne mit gleicher Konstitution haben. In dieser Zelle liegt ein massiver, scharf begrenzter, kugelförmiger Kern, in jener dagegen ein chromatinarmer, mit ungenauen Umrissen, der meist Zeichen von Verquellung oder sonstiger Destruktion zur Schau trägt (Taf. XIV, Fig. 24 a, k). Wenn man nun im letzteren Falle nur vereinzelte, von Eisenhämatoxylin geschwärzte Granula in seinem Inneren liegen sieht, dafür aber die gleichen in reicher Zahl außerhalb seiner Grenzen im Zellplasma (ch), so vermag dies schon den Verdacht zu erwecken, die letzteren könnten aus dem Kerne stammen. Die Mikrophotographien (Taf. XIV, Fig. 17, 23, 24) geben vielleicht Zeugnis dafür, daß ein Austritt der Granula aus dem Kern hätte stattfinden können. Uebersaus oft nämlich trifft man die Körnchen unmittelbar an der Kernperipherie und daneben unregelmäßig über das Zellplasma verteilt. Ganz auffällig aber wird es in manchen Schnitten, daß der Kern als ein liches Bläschen, das sonst nichts als den Nukleolus enthält, da liegt, wogegen das Plasma mit Körnchen, deren Anordnung mitunter eine schöne Regelmäßigkeit verrät, übersät ist, so liegen jene entweder in konzentrischen Schichten um den Kern oder strahlen radiär von ihm aus (Taf. XIV, Fig. 20 ch). Die letztere Erscheinung hat sich aus den Präparaten gut ableiten lassen. Die Figur 23 Taf. XIV zeigt einen Kern von Stechapfelform (k), der dadurch zustande kommt, daß auf der Kernoberfläche zahlreiche Höcker, von denen aus radiäre Plasma-
brücken zur Peripherie der Zelle abgehen, entstehen. Auf diesen

Straßen dürfte die Auswanderung des Chromatins aus dem Kerne stattfinden. Auf diesen Plasmabrücken werden sich aber auch andere feste Umwandlungsprodukte und zwar die des total vakuolisierten Plasmas (Taf. XIV, Fig. 17v) angesammelt haben. Daß dabei verschiedene Grade von Regelmäßigkeit in der Anordnung zutage treten, wie es eben der zufällige Stand der Vakuolisierung mit sich bringt, ist leicht begreiflich. Wichtig ist nun die Tatsache, daß die Granulationen nicht in der Nähe des Kernes, nicht in der Zelle bleiben, sondern wandern. Ist die Zelle von vieleckiger Gestalt und ihre Ecken, wie dies meist zutrifft, sogar in Fasern ausgezogen, dann ist den Körnern der Weg der Wanderung vorgezeichnet; sie ziehen nach den Ecken und entlang der Fasern dahin. Ist der Zelleib aber rund, dann kommt es zu seiner Umformung in ein Gebilde mit anfangs abgerundeten Ecken (Taf. XIV, Fig. 20), die sich dann zuspitzen und endlich Fortsätze ausstrecken. So setzt sich das Körnchenmaterial in Bewegung. Und es müssen derartige Vorgänge *in vita* vor sich gehen, sonst wären Bilder in den Präparaten, die gewissen Rhizopoden stark ähneln, unerklärlich. Es geschieht, wie man es weiters aus den Schnitten ableiten kann, daß die dahinfließenden Körnchenreihen in ihrer Weiterbewegung auf ihresgleichen aus Nachbarzellen stoßen, wodurch Stauungen, Granulahaufen zustande kommen, aus denen dann wieder ein Abfließen der Körnchen in einem neuen Strome erfolgt (Taf. XIV, Fig. 15, 28, 29). Auch derartige Bilder erinnern ganz lebhaft an lebende, kriechende Amöben und gestatten es nicht, sie für Kunstprodukte der Fixierung zu halten. Man kann aber auch innerhalb eines Körnchenstromes Granulaanhäufungen und zwar oft in ziemlich regelmäßigen Intervallen beobachten; auf diese Weise kommen inselkettenartige Verbände zustande (Taf. XIV, Fig. 12, 19). Man kann sich vorstellen, daß aus solchen nach Abbau der Granula bandartig verbreiterte Fasern der Binde substanz hervorgehen, vielleicht auch Lamellen und Umscheidungen.

Eines verdient hier noch Berücksichtigung: Die Körnchen erreichen niemals, sofern sie in der Nähe des Kernes angetroffen werden, jenes Volumen, das ihnen zukommt, wenn sie fern von Kern und Zelle auf der Wanderschaft begriffen sind. Daher ist ihnen, vielleicht nicht allen, Wachstumsvermögen zuzuschreiben; direkt verfolgen läßt sich solches allerdings nicht. Das deutliche Zeugnis, das die Färbetechnik, wie oben erwähnt, für den Abbau der Körnchen abgibt, kann unmöglich im Sinne ihres Aufbaues gedeutet wer-

den, denn nur von den Reihen, wo die Granula eng hintereinander folgen, ohne daß die geringste Spur einer Verbindung nachweisbar wäre, bis zu den deutlichen Fäden mit geringen Ueberresten von Körnchen oder gar ohne solche, gibt es allerlei Uebergänge. Da kann man es verfolgen, wie die Körnchen immer kleiner und schütterer werden (Taf. XIV, Fig. 10, 22, 33 ch'), Hand in Hand damit aber ein Faden allmählich besser zum Vorschein kommt; was früher eine zarte, kaum entdeckbare Struktur war, tritt jetzt als stärkere Faser dem Auge des Beobachters entgegen.

Dort, wo die Granulationen das Feld beherrschen, kann von einem Fasernetz nicht die Rede sein; um so mehr drängt sich aber ein solches in den Vordergrund, je kleiner die Körnchenmenge wird (Taf. XIV, Fig. 27). Ein Zusammenhang zwischen Körnchen- und Faserstrukturen ist demzufolge zweifellos vorhanden und zwar kein anderer, als daß Körnchen Faserbildner sind. Das läßt sich nicht nur beim Aufbau der Basalmembran des Hautmuskelschlauches (Taf. XIII, Fig. 2), sondern auch anderorts am Körper unseres Anneliden beobachten, so vor allem an den Neuropodien; ist ihre äußerste Spitze im Innern von einer hyalinen, schleimigen Masse erfüllt, so werden weiter einwärts Fibrillen und Fasern in ihr sichtbar, peripher feine und lockere, axial grobe und dichtere, kurz man hat das Bild eines fibrillären Bindegewebes vor sich, wie es seit langem bei Ringelwürmern bekannt ist (Taf. XIII, Fig. 9, bg). Van Gieson- und Caleja-Färbungen lassen keinen Zweifel zu, daß es sich nur um Bindegewebsfibrillen bzw. Bindegewebsfasern handeln kann. Bis jetzt war das Auftreten solcher Gebilde in der Histologie so ziemlich unvermittelt; man wußte, daß sie da sind, aber nicht, wie sie zustandekommen und fand sich daher, von M e v e s (1910) Erklärungsversuch mit Mitochondrien abgesehen, mit der kurzen Feststellung ab, daß sie entweder in eigenen Zellen oder in der homogenen Grundsubstanz gebildet werden, ohne über das „Wie“ etwas sagen zu können. Auch im vorliegenden Falle wären kaum mehr Erfolge zu erwarten gewesen, wenn nicht die histologischen Details des hintersten Körperendes und der Neuropodialsitzen unter Anwendung spezifischer Fixierungs- und Färbemethoden scharf ins Auge gefaßt worden wären.

An diesen beiden Stellen aber gibt es außer der Basalmembran noch eine andere Richtung, in der sich die Entstehung des filzig faserigen Bindegewebes unter genau denselben Erscheinungen wie

oben verfolgen läßt; das ist der Beginn der Umscheidung der Muskulatur. Die Muskeln der Haut sind die ersten, die sich wie ein Keil in das Bindegewebskissen einschieben und die Faserzüge zum Auseinandergehen zwingen. Dieses Hineinwachsen hat zur Folge, daß zunächst die Hautmuskulatur allseits von Bindegewebe umhüllt wird. Des weiteren greift natürlich diese Umscheidung auch auf die Transversal- und Borstenmuskeln über. Das mechanische Moment bringt es mit sich, daß an allen Stellen erhöhter Inanspruchnahme des Muskelsystems das Bindegewebe nicht aus der Stufe einer zarten, niedrigen Umhüllung bleibt, sondern mitunter ganz mächtig wird. Infolge beständiger Zugwirkung erfolgt ein starkes Abfließen der pseudopodienartigen Fortsätze mit ihren Körnchen in der Richtung des betreffenden Muskels (Taf. XIV, Fig. 15, 28) und so kann man entlang eines solchen in dem Präparate oft vielfache Körnchenstraßen beobachten. Ueberall zwischen seine Fasern drängen sich Bindegewebszellen hinein und treiben ihre gekörneltten Fortsätze vor sich hin (Taf. XIV, Fig. 18 ch). Mit der Auflösung der Granula wird Material von Bindesubstanz gewonnen, so daß in den feinen Spalten zwischen den Muskelfasern dünne Bänder anstatt der Fäden zustandekommen.

Was von der Umwachsung muskulöser Substanzen durch Bindegewebe soeben gesagt wurde, gilt nahezu in gleicher Weise von der des Nervensystems. Die Zentralorgane, insbesondere die longitudinalen Bauchstränge und die Seitennerven weisen eine Umhüllung auf, die jene der Muskelzüge noch übertrifft. Da handelt es sich oft nicht mehr um eine bloße Umscheidung, sondern um hohe Schutzpolster, welche die Nervensubstanz auf ihrer der Außenwelt zugewendeten Seite unter der Haut begleiten. Die Anwesenheit der Granulationen verrät den Charakter des in Rede stehenden Zellmaterials. Das Gewebe zeigt sich mehr locker, luftig, dürfte aber in vita von Lymphe durchströmt sein, denn sein Hohlraumssystem bleibt nicht auf der primitiven Stufe eines faserigen Maschenwerkes stehen; vielmehr wird durch Ausbildung einzelner, wenn auch weniger Fäden zu Lamellen der Grund zu kanalartigen Gebilden gelegt.

In voller Entwicklung endlich findet man alle die besagten Erscheinungen an unserem Anneliden dort, wo das Bindegewebe ausgesprochen die Rolle eines Füllgewebes spielt, also hauptsächlich axial in allen seinen Körperanhängen. Wie sieht es nun da aus? Bei

aller Regellosigkeit sichtbarer histologischer Gebilde wie Zellen, Fasern, Fibrillen, Kerne, Körnchen, Kanälchen und Lakunen dürfte sich der Nichteingeweihte in jenem Gewebe zunächst wohl kaum zurechtfinden. Will man eine Orientierung versuchen, so ist es am besten von solchen Stellen auszugehen, wo die besagten Einheiten so wenig als möglich zusammengedrängt sind. Dort überwiegt vor allem eine Grundsubstanz gallertartigen Charakters; sie ist von einem Hohlraumssystem durchsetzt, in dessen Lumen sich zu Lebzeiten wahrscheinlich Leibeshöhlenflüssigkeit bewegt. Kanäle und Kanälchen sind hier vom Schnitt in verschiedenster Richtung getroffen worden. Die Wandungen derselben erhalten durch Tinktion deutliche Konturen gegenüber der sie umgebenden Gallerte, was auf ein Vorhandensein differenzierter Substanzen zurückzuführen ist; solche sind also in Form von Platten zu Wandungen der Hohlräume ausgebildet. Kontinuierlich sind sie nicht, wie aus der Schnittserie ersichtlich, denn stellenweise gibt es nur schmale Bänder und Fäden. Ganz analog, wie oben beschrieben, ziehen Körnchenreihen in den Wandungen dahin, wieder als Vorstufen von Fibrillen und Fasern des künftigen Bindegewebgerüsts. Hier inmitten ihrer Nährlösung sind sie alle grobkörnig. Es geht natürlich nicht an, in den Schnitten den Zusammenhang von Fortsätzen und Zelle zu erkennen, weil das an sich kompliziert verzweigte Gebilde einer Zelle den mitunter vielfach gewundenen Röhrrchen in der Gallerte folgt und daher in Schnitten auf verschiedenste Art und Weise getroffen wird. Um so besser aber kann man die Verhältnisse an solchen Zellen studieren, die nicht in der Nähe der Hohlräume liegen. Da sieht man anscheinend zwei verschiedene Arten von Zellen und zwar solche mit blasigen Kernen, welche letztere einen deutlichen Nukleolus enthalten (Taf. XIII, Fig. 3—8, Taf. XIV, Fig. 26 k) und Zellen mit massiven Kernen. Der zu diesen gehörige Plasmaleib ist mancherorts unscheinbar, wächst aber proportional mit dem Kerne; er zeigt von Anfang an die Neigung zur Bildung von Fortsätzen. Irgendwelche besondere Strukturen im Plasma sind anfangs nicht wahrnehmbar. Mit dem Größerwerden treten jedoch im Zelleib helle Räume auf, die ihn auflockern (Taf. XIV, Fig. 17, v). So wird dadurch, daß letztere immer größer werden, das Plasma schließlich auf zarte Membranen, die jene Räume gegeneinander abgrenzen, verteilt. Am deutlichsten ist die zartmembranöse Ausbildung dort wahrzunehmen, wo sich die Vakuolen in die Zellfortsätze erstrecken (Taf. XIII, Fig. 3—8, Taf. XIV, Fig. 17, 24),

so daß auf diese Weise gewissermaßen Trichter zur Entwicklung kommen. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen zeigen sich Körnchen in der Zelle, deren Zahl mit fortschreitender Vakuolisierung zunimmt. Diese Körnchen bleiben in ihrer Lage konstant; man findet sie immer auf den membranartigen Scheidewänden der Vakuolen hintereinandergereiht. Von da nehmen sie die Richtung nach den Trichterfortsätzen. Und weil man sie auch in diesen peilschnurartig aufeinandergerichtet sieht (Taf. XIII, Fig. 4, 5, Taf. XIV, Fig. 17 ch), hat man allen Grund, anzunehmen, daß sie auf diesem Wege aus der Zelle auswandern; proximal von ihr folgen sie einander innerhalb der erwähnten Trichter, distal, wo der Fortsatz äußerst zart wird, treten sie aus und gehen neben ihm einher (Taf. XIV, Fig. 30 ch). Mit dem Kern der Zelle ist inzwischen auch eine merkliche Wandlung vor sich gegangen; er liegt in der Zelle bar aller färbbaren Substanzen bis auf seinen Nukleolus (Taf. XIII, Fig. 2, 3—8, 9, Taf. XIV, Fig. 20, 26 kk''). Bilder ganz analog denen, wie sie oben bereits geschildert worden sind, weisen auch hier auf den Austritt chromatischer Substanzen hin. Auch hinsichtlich der Körnchenreihen wiederholen sich hier die gleichen Gruppierungen wie oben: streckenweise schöne Regelmäßigkeit in der Verteilung (Taf. XIV, Fig. 18 ch), dann wieder Unterbrechungen im Zuge; auch hier läßt sich's oft wahrnehmen, wie in einzelnen Intervallen Körnchen in Auflösung begriffen sind (Taf. XIV, Fig. 10, 22, 33 ch'); Stauungen, die zu inselartigen Körnchenhaufen Veranlassung geben, finden sich ebenfalls vor (Taf. XIII, Fig. 9, Taf. XIV, Fig. 29, 32 ch), auch kettenartige, lokale Verdickungen der Fäden (Taf. XIV, Fig. 12, 19, 21 ch), so daß dieselben als eine Reihe von Spindelzellen erscheinen; das elliptische, stets langgestreckte Körnchen einer jeden solchen Verdickung geht in reihenartig angeordnete Granulationen über. Man sieht hier auch eng nebeneinanderlaufende Körnchenzüge streckenweit beisammenbleiben und dann wieder auseinandergehen (Taf. XIV, Fig. 14, 28, 30, 31 ch); nach dem Schwund der Granula werden sie zu typischen Bindegewebsfibrillen bzw. Bindegewebsfasern. Auf diese Weise wird das Dickenwachstum der letzteren, sowie die Zusammensetzung aus Fibrillen verständlich. Mithin stellt sich der Aufbau des Bindegewebes im Zusammenhange bei dem Anneliden folgendermaßen dar:

Das Bindegewebe des erwachsenen Wurmes ist ein fibrilläres, dessen Grundmasse lokal überaus reich an filzig-faserigen Strukturen ist. Daß diese letzteren nicht von allem Anfang da sind, davon

kann man sich an den Spitzen der jüngsten Neuropodialanhänge und an dem hintersten Körperende überzeugen. Ihre Stelle vertreten hier Granulationen. Vom Embryo her leitet sich bekanntlich die Differenzierung der primären histologischen Baueinheiten, also auch jener des mesodermalen Keimblattes, denen die Entstehung des Bindegewebes obliegt, der Bindegewebszellen. Der Ausdruck „Zellen“ ist eigentlich für sie nicht am Platze, denn es handelt sich, wie man an den Stellen erhöhter Wachstumstätigkeit sieht, eher um Kerne. Selbst dann, wenn sich aus der schleimigen Grundsubstanz, in der diese liegen, Plasma differenziert und zu je einem Kerne sich gesellt, vermag man oft noch nicht den Eindruck einer Zelle zu gewinnen, denn es gibt da bloß fein ausgezogene, kaum wahrnehmbare Fortsätze, die förmlich aus dem Kern herauswachsen; in Wirklichkeit ist dem natürlich nicht so, sie gehen von einer äußerst zarten Plasmahaut aus, die den Kern umhüllt. Bindegewebsfibrillen sind sie noch nicht, wohl aber für das Entstehen von solchen vorgezeichneten Bahnen. Derartiger Zellen werden mit fortgesetztem Wachstum immer mehr, wie auch die Grundsubstanz an Volumen beständig zunimmt. Die Zellfortsätze werden immer länger, verzweigen sich und bilden Anastomosen. Immerhin nimmt die Ausbildung der schleimigen Grundsubstanz ihren Fortgang in einem schnelleren Tempo als die der fädigen Strukturen und demzufolge könnte das primäre Fadengerüst, dazumal seine Ausläufer einander nicht überall zum Zusammenschluß erreichen, für die Dauer kaum eine gute Stütze abgeben. In diesem Moment haben scheinbar die Bindegewebszellen den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Was sie an Plasma-Ausläufern produzieren konnten, haben sie getan. Der Stoffwechsel zwischen Zelleib und Kern hat diesen eine ungewöhnliche Größe erlangen lassen. Aus der Baueinheit aber, die in ihrer derzeitigen Verfassung dem Wurmkörper nicht mehr von Nutzen sein könnte, wird etwas, was noch äußerst zweckdienlich ist, gerettet; Granulationen gehen aus ihr hervor, die eine Wanderung antreten. Es deformiert der Kern und im Plasma treten Vakuolen auf. Die Entstehung der letzteren macht die peripheren Teile der Zelle straffer und wirkt dadurch in der Rolle einer Stützsubstanz sicher besser als homogenes Plasma. Noch mehr Effekt in dieser Richtung wird erzielt, wenn aus den einfachen Zellfortsätzen infolge Vordringens flüssigen Vakuoleninhaltes in der Achse zylindrische Gebilde entstehen; bekanntlich entsprechen Röhren den Anforderungen auf

Zug- und Druckfestigkeit weit besser als massive Stränge. Nach den Veränderungen des Kernes zu schließen gehört ein guter Teil der abrückenden Körnchen seinen chromatischen Substanzen an; jener geht jedoch nach ihrem Austritt nicht zugrunde, wird bloß kleiner und rundet sich ab. So liegt er chromatinfrei, mit einem deutlich wahrnehmbaren Nukleolus da, um vielleicht später wiederum aktiv zu werden. Vielfach kann auch beobachtet werden, daß, bevor noch irgendwelche Wandlung mit dem Kerne vor sich geht, Granula auch im Plasma auftreten und aus dem Zellverbände später ausscheiden. So verlassen Körnchen zweierlei Ursprungs, eines nukleären und eines plasmatischen, die Zellen. Unter dieser Annahme kann man es wohl verstehen, daß die Granulationen auf ihrer Wanderschaft dieselbe Tätigkeit entwickeln wie ihre Mutterzelle; eine jede Fadenspur, die sie zurücklassen, reagiert auf die typischen Bindegewebsfärbungen genau so wie die Ueberreste von jener, die sie als ein leeres Gerippe von Zellwand, zarten Scheidemembranen und Zellfortsätzen liegen gelassen haben. So entstehen Bindegewebsfibrillen aus einfachen, Bindegewebsfasern aus mehrfachen Körnchenreihen. Daß hierbei auch Granulareihen von einem Element zum anderen hinüberziehen, ist leicht begreiflich; auf diese Weise kommt ein zusammenhängendes Bindegewebsnetz zustande. Indessen wachsen einzelne Körnchen zu solchen Dimensionen heran, daß sie ihre Nachbarn um ein Mehrfaches übertreffen. Dabei gerät das eine oder andere außerhalb der Bahn etwas Plasma aus dieser mit sich reißend und legt so den Grund zu einer neuen Bindegewebszelle. Solche Körnchen sind offenbar nukleären Ursprungs. Vielleicht ist ferner auch die Annahme nicht grundlos, daß die feineren Granulationen dem Plasma angehören, denn sie gruppieren sich mitunter um Ruhekerne verlassener Bindegewebszellen (Taf. XIV, Fig. 26 ch). Es wäre denkbar, daß solche Kerne nach gewissen Ruheperioden Plasma an sich binden, mit jenen Körnchen also in Stoffaustausch treten, sich wieder mit chromatischen Substanzen versehen, kurz eine neue Zelle bilden. Unter Auflösung der plasmatischen Granulationen sendet die wiedergeborene Bindegewebszelle neue Fortsätze aus. Vielleicht wiederholt sich die Wiederherstellung alter Zellen öfter. Die Annahme, daß es auf diesen zwei Wegen, also durch ausgestoßenes Chromatin und Erneuerung alter Zellen zur Erhaltung und Vermehrung des geformten Stützgewebes des Anneliden kommt, erhält ihre besondere Stütze dadurch, daß eine Teilung

von Zellen, Fasern oder Fibrillen in den Präparaten nirgends beobachtet werden kann. Und was insbesondere den Grad der Ausbildung und die Verteilung der Bindesubstanzen in dem vorliegenden Wurmkörper anbelangt, spiegelt sich in manchem der histologischen Präparate das mechanische Prinzip als wichtigster Faktor für beide mit solcher Klarheit wider, daß darin ein unwiderleglicher Beweis für die Richtigkeit obiger Anschauungen erblickt werden muß. So zeigen z. B. die Träger der Granulationen in den zentralen Teilen der Füllmasse der Körperanhänge, wohin der Einfluß des Muskelsystems nicht reicht, einen ganz regellosen Charakter; sie breiten sich in der schleimigen Grundsubstanz aus, ohne eine bestimmte Richtung zu bevorzugen.

Ganz anders gestaltet sich das Bild dort, wo Muskeln in der Nähe sind. Hier deutet das Präparat auf den Vorgang in *vita* hin, wie aus Körnchenstauungen unter dem Einfluß des Zuges benachbarter Muskeln die Granulareihen nach einer Richtung hervorgehen; dementsprechend kommen lauter parallele Bindegewebsfibrillen bzw. Fasern längs des Muskels zustande; Queranastomosen spielen dabei eine ganz untergeordnete Rolle. Und so laufen die Körnerreihen nicht bloß entlang ganzer Muskelzüge mit, sondern sie verfolgen auch einzelne Fasern (Taf. XIV, Fig. 18 ch) bis mitten hinein zwischen die Zellen anderer Gewebe zur Ansatzstelle. Das läßt sich vor allem an jenen Stellen beobachten, wo die transversalen Muskeln aus dem Innern emporziehen und unter pinselartiger Ausbreitung ihrer Fasern an die Haut ansetzen. Einen besonders wertvollen Beleg liefern die Bilder mit Kreuzungsstellen zweier Muskeln. Nicht daß jeder der beiden darüber hinaus seine ursprüngliche bindegewebige Umscheidung behielte, nein, hier in den Winkeln der Kreuzung fließen die Körnchen in Haufen zusammen und von da aus erst wachsen Reihen derselben teils dem einen, teils dem andern Muskelzug folgend.

Und so wird denn auch der *Aufbau der Grenzlamelle* der Haut jetzt erklärlich. Wie vielfach bei anderen Würmern ist sie auch hier ein Fasernetz mit annähernd rhombischen Maschen; diese sind aus Körnchenreihen, derer Richtung aus dem Einflusse der sich kreuzenden Ring- und Längsmuskelzüge des Hautmuskelschlauches resultierte, hervorgegangen (Taf. XIII, Fig. 2 b). Es ist tatsächlich das Fasernetz der Grenzlamelle gegen das der Muskeln um etwa 45° gedreht.

Aber auch abgesehen von all dem Gesagten fällt insbesondere der Umstand ins Gewicht, daß das Vorkommen der in Rede stehenden Granulationen überall im Wurmkörper aufs engste mit dem Bindegewebe verknüpft ist, wo immer dieses vorkommt, tauchen jene bei entsprechender mikrochemischer Behandlung auf, spärlicher dort, wo das Wachstum beendet ist, um so reichlicher, wo immer neues Bindegewebe in Bildung begriffen ist.

Aus der einschlägigen Literatur sind bloß drei Autoren zu nennen, die sich genau mit derselben Materie beschäftigt haben, und zwar *Cerfontaine*, *Cuénot* und *K. C. Schneider*.

Cerfontaine (1890, S. 426) war der Entdecker der Granulationen. Er sah Häufchen von stäbchenförmigen Gebilden im Bindegewebe und in der Leibeshöhle des Regenwurmes und hielt sie für Bakterien. Sie sollten nach seiner Meinung der Grund sein, warum tote Regenwürmer in kurzer Zeit verwesen.

Cuénot (1898, S. 111) befaßte sich mit diesem Thema eingehender. Er beschrieb die Stäbchen als kleine, an den Enden abgestutzte, kristalloide Körperchen, die nahezu überall im Regenwurm den Bindegewebszellen inhärieren, aber äußerst leicht aus diesen heraustreten, sowie die Zellen durch irgendwelchen Eingriff zerstört werden. Als bald fallen dann Amöbocyten über sie her, verdauen sie sukzessive, so daß aus den Stäbchen kleine Kügelchen werden. Gerade diese Tatsache scheint *Cuénot* bewogen zu haben, jene Körperchen für Mikroben zu halten, dazumal auch Bakterienfärbungen an ihnen glückten: er hielt sie für Bakterioide. Jedenfalls ist das, was dieser Autor in Wort und Bild über den Gegenstand dargestellt hat, nur ein Teil des Tatsächlichen, muß aber deshalb interessieren, weil auch er schon die wichtigsten Momente, die sich in der Bindegewebsubstanz bemerkbar machen, festgehalten hat, das sind 1. die Emission der Körperchen aus den Bindegewebszellen und 2. die Aufnahme derselben seitens anderer Zellen (allerdings bei ihm Amöbocyten). Es sind sozusagen die auffälligsten Episoden, die mit den damaligen Methoden der mikroskopischen Technik festgestellt werden konnten; verborgen dagegen blieben alle jene Feinheiten, wie die Bildung und Umwandlung von Körnchenreihen zartesten Kalibers und Hinterlassung ihrer Spuren, die Zusammengehörigkeit aller Körnchengebilde zu einem einheitlichen weit verzweigten und alle Binde-substanzen des Wurmkörpers durchsetzenden Netz und noch anderes mehr wie oben beschrieben worden ist. Wahr-

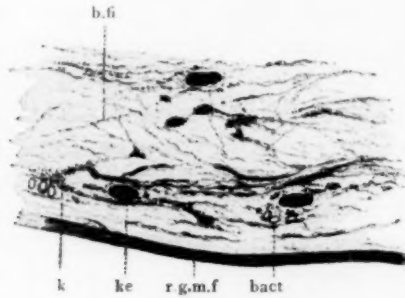
scheinlich wäre Cuénot bei seiner Beurteilung andere Wege gegangen, wenn er dies alles zu Gesicht bekommen hätte. Daß er aber gerade auf Bakterien und Phagocyten verfallen ist, darf nicht wundernehmen, wenn man sich in das damalige Jahrzehnt zurückversetzt denkt, als gerade dieses Thema recht aktuell war. Unter dem zeitgemäßen Einflusse lag es nahe, die Regenwürmer leicht unter den Verdacht von Mikrobenträgern zu nehmen, nachdem Lortet und Despeignes in Exemplaren, die sie in Erde, welche von Lungenkrankensputum durchsetzt war, Tuberkelbazillen gefunden haben wollten. Würde es sich aber tatsächlich um eine Phagocytose handeln, so wäre sie gewiß nicht Joseph (1906, S. 6) bei seinen ausführlichen Studien über Amöbocyten von Lumbricus entgangen; ja es bemerkt gerade dieser Autor, daß er von einer solchen nichts gemerkt habe und daß gerade jene Zentren, um die sich die Granulationen scharen, nichts mit Amöbocyten zu tun haben; und Phagocytose können sie überhaupt nicht treiben, denn man trifft sie allenthalben inmitten einer gallertigen Grundsubstanz eingebettet und nicht frei vor etwa in der Leibeshöhle oder dem Kanalsystem. Im übrigen hat auch ihr ganzer Habitus nichts mit dem gemeinsam, was als Amöbocyt bisher beschrieben worden ist. Sie sind vor allem nicht Einzelindividuen, sondern Teile eines weit ausgebreiteten Gewebenetzes; der Zusammenhang mit einem solchen ist über alle Zweifel erhaben.

Die Vermutung Cuénots, daß seine Bakterioide eine Spezialität des Lumbricus seien, trifft in Wirklichkeit nicht zu, denn abgesehen davon, daß im vorliegenden Falle dieselben Gebilde bei einem marinen Wurme angetroffen werden, hatte auch K. C. Schneider (1902) schon Bekanntschaft mit ihnen bei den verschiedenartigsten Tieren gemacht, also eine Tatsache, die der Auffassung von Mikroben ebenfalls den Boden entzieht. Wie sollten denn Tiere ganz anderer Provenienz in den Besitz gleicher Mikroorganismen kommen? Wenn sich schließlich Cuénot nur auf eine Form der Bakterioide, nämlich die kristalloiden Stäbchen festgelegt hat, so ist dies bestimmt nicht ganz richtig. Es müßte ein Spezifikum für den Regenwurm sein, daß die Stäbchen dort Kristallecken und Kristallflächen von solcher Genauigkeit, wie er zeichnet, hätten; bei Chaetopterus existiert so etwas nicht. Und wenn Cuénot die Abrundung der länglichen Formen auf Verdauung, der sie in den Amöbocyten anheimtallen sollen, setzt, so kann auch davon hier

keine Rede sein, da die kugelrunde Körnchen Dimensionen annehmen, die von den stäbchenförmigen nie erreicht werden; diese stehen also jenen an Größe nach und es müßten demzufolge gerade umgekehrt die Stäbchen durch den Abbau der Kügelchen entstanden gedacht werden. Das betreffende Größenverhältnis tritt in den Präparaten des öfteren klar zutage, Fig. 11, 15, 27, 29 und 32 veranschaulicht es in ein und demselben Gesichtsfelde. Daß es sich aber bei *Chaetopterus* um etwas anderes handeln könnte als um die *Cuénotschen* „Bakterioide“, ist ganz ausgeschlossen und geht auch daraus hervor, daß schon K. C. Schneider (1902) alle jene Gebilde bei den marinen Polychaeten *Nereis* und *Sigalion*, sowie dem terricoten Oligochaeten *Lumbricus* mit ihnen identifizierte. An der Stäbchenform der Bakterioide aber hält dieser Autor nicht so fest, wenn er ihr auch, wo er dem Gegenstand speziell bei *Lumbricus* anlässlich der Beschreibung der Bindegewebszellen mit ihren strangartigen Fortsätzen ausführliche Worte widmet, den Vorrang gibt. Er schreibt (S. 411): „Der bemerkenswerteste Charakter der Stränge ist aber die Einlagerung stabförmiger, scharf begrenzter Gebilde, die als Bakteroiden bezeichnet werden und vielleicht Bakterien (*Cuénots*) vorstellen, die im Bindegewebe schmarotzen. Die Bakteroiden erscheinen gewöhnlich als schmale glänzende, kristallähnliche Stäbchen mit stumpf geeckten Enden.“ Allerdings heißt es aber gleich weiter: „... ihre Form ist nicht immer die geschilderte regelmäßige. Es schwankt die Größe und Dicke; oft erscheinen sie auch von abgerundeter Gestalt und nicht selten findet man Uebergänge zu Körnchen verschiedener Größe und verschiedener Form, die als Zerfallsprodukte der Stäbchen erscheinen“. Leider vermißt man zu diesen Worten entsprechende Abbildungen, denn die eine, die der Autor dort bietet, besagt in Einzelheiten nichts (Textfigur 1 s. n. S.).

Daß es aber Schneider mit der Bakterienannahme *Cuénots* nicht ernst genommen hat, geht am deutlichsten wohl aus den Schlußworten des gleichen Absatzes hervor, wo es heißt: „Die Bakteroiden liegen in hellen Räumen der Sarkstränge und man gewinnt oft den Eindruck, als wenn die schlauchartige Ausbildung der Stränge durch ihre Anwesenheit bedingt wäre. Vielleicht stellen sie eine besondere Art von Trophochondren vor.“ Wie man sieht, hätte Schneider mit dieser Auffassung beinahe das Richtige getroffen. Bekanntlich hat dieser Autor ob seines Lehrbuches der vergleichenden Histologie der Tiere, aus dem die obigen Zitate

entnommen sind, manche harte Kritik über sich ergehen lassen müssen. Hier wäre sie durchaus nicht am Platze; im Gegenteil, es zeigt sich wieder, wie bei so manch anderer Gelegenheit, daß jenes Werk eine tiefe und wertvolle Fundgrube für Spezialforschung und Ansporn zu neuen Ideen ist. Und gerade, was die Bindesubstanzen der Würmer anbelangt, muß man es hoch bewerten, wie S c h n e i d e r s richtige Erkenntnis jener äußerst schwierigen, bis auf seine Zeit völlig ungelösten Materien, sich zu den feinsten granulierten und fibrillär-faserigen Strukturen durchgearbeitet hat. Er nahm das Bindegewebe im Zustande vorgeschrittener Entwicklung her ohne sich auf seine Genese einzulassen und analysierte es klar bis in seine letzten Einzelheiten, die heute noch von jedem als richtig anerkannt werden müssen. Er unterscheidet (l. c.) „zwischen verästelten



Textfigur 1.

Sarksträngen einer fein filzig-faserigen Grundsubstanz (Fig. 385) und hellen, kanälchenartigen Räumen, die in geringer Menge die Grundsubstanz durchziehen und als Lymphbahnen aufzufassen sind. Die Sarkstränge können einkernig sein und repräsentieren dann Bindezellen, die sich nach verschiedenen Richtungen verzweigen. Zumeist enthalten sie aber mehrere Kerne und sind oft von beträchtlicher Ausdehnung; sie ziehen sich parallel zu den Muskelfasern lang aus, verästeln sich und anastomosieren mit anderen Strängen und zeigen strukturell ein mannigfaltiges Bild. Das Sark ist entweder kompakt und dann undeutlich fädig struiert oder es erscheint, zentral stark aufgelockert, so daß die Stränge, wenigstens lokal, den Charakter von Schläuchen annehmen können. Gewöhnlich ist ihre Begrenzung scharf, in anderen Fällen wieder unbestimmt.

Hier und dort enthalten sie Körnerreihen, die lokal geschwellt sind und sich intensiv mit Eosin und Eisenhämatoxylin färben.“ Entschieden ist in diesen wenigen Zeilen viel zu viel sozusagen in einem Atemzuge ausgesprochen, offenbar deshalb, weil der Rahmen eines Lehrbuches ein weiteres Eingehen auf den Gegenstand nicht zuließ. Das Wenige ist aber durchaus korrekt, nur genügt die kurze Fassung nicht, um alles verständlich zu machen. Auf den früheren Seiten ist der Versuch gemacht worden, das schwierige Kapitel der Binde-substanzgenese faßlich darzustellen, wozu die detaillierten Abbildungen auch wesentlich beitragen dürften.

Es ist allerdings auch möglich, daß die Verhältnisse bei *Chaetopterus* günstiger liegen als bei *Lumbricus*, sicherlich soweit es die Granulationen anbelangt, denn mit ihrer Hilfe ist es möglich gewesen, den feinsten plasmatischen Spuren nachzugehen und den jeweiligen Zusammenhang zwischen fertiger Stützsubstanz und ihrem Baumaterial zu verfolgen. Daß es auch bei *Lumbricus* ein zusammenhängendes Netz lebender Plasmafäden gibt, das von den Bindezellen und der Gesamtheit ihrer Fortsätze gebildet wird, geht aus der Darstellung *Schneiders* über die Ausdehnung der Sarkstränge mit vielen Kernen genug deutlich hervor; ihr dort geschilderter Verlauf entlang der Muskelfasern hat seine Illustration hier in Fig. 18, Taf. XIV; das, was er über die undeutliche fädige Struierung der Plasmastränge sagt, soweit ihr Sark kompakt bleibt, veranschaulicht die Figur 33 ch' (rechts) ebendort. Selbst die Auflockerung zentraler Plasmapartien, von der er spricht, konnte im Bilde festgehalten werden, dazumal stellenweise die Körnchen innerhalb von Schläuchen liegen (Taf. XIII, Fig. 5, Taf. XIV, Fig. 17, 29 ch). Während aber hier beim *Chaetopterus* in den Körnchenzügen allerlei Formen durcheinander gemischt beobachtet werden, Stäbchen, grobe und feine Granula und diese nach der oben ausgesprochenen Meinung durch Assimilations- bzw. Dissimilationsprozesse plasmatischer Organellen unter Regulation chromatischer Substanzen der Kerne entstanden gedacht, kurz also alle Granulationen als einheitliches Material zum Aufbau der bifibrillär-faserigen Stützsubstanz angesehen werden, unterscheidet *Schneider* die Körnerreihen mit lokalen Anschwellungen der Fäden (Zustände, wie in Fig. 12, 19, Taf. XIV bei *Chaetopteren* dargestellt) von den Bakteroiden. Er hat allerdings keinen anderen Grund dafür, als daß sich die ersten intensiv mit Eosin färben, die letzteren nur einen leichten, gelb-

lichen Stich annehmen. Die chemische Affinität zu Farbstoffen bei Gebilden, die unzweifelhaft, wie S c h n e i d e r selbst meint, einen eigenen Stoffwechsel haben, ändert sich mit dem jeweiligen Zustande und dürfte also kaum einen stichhaltigen Unterscheidungsgrund abgeben.

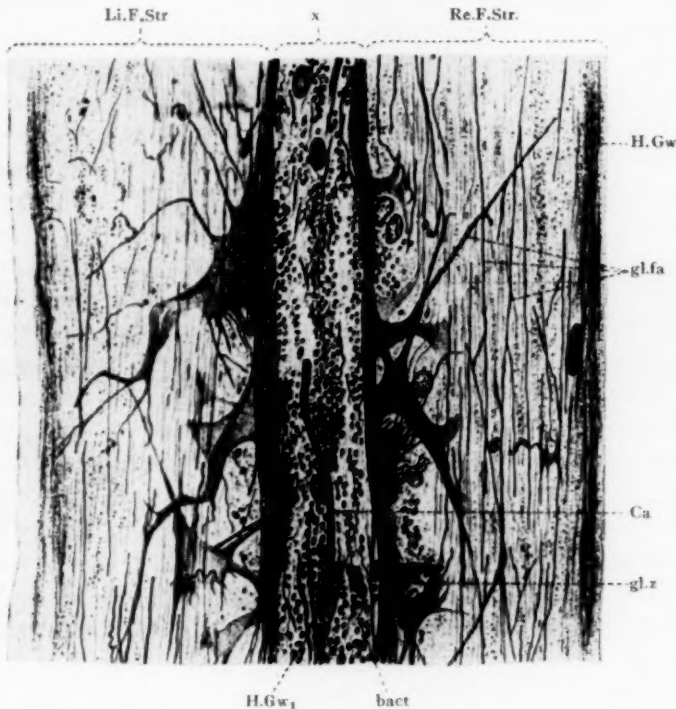
Mehr noch als im Zusammenhange mit Muskeln hat sich S c h n e i d e r mit der bindegewebigen Umscheidung der Nervenbahnen jener Würmer, vor allem der Bauchganglienkeette beschäftigt. Er spricht das Bindegewebe dort direkt als Hüllgewebe an. Und auch da liefert er bereits eine Anzahl wertvoller Angaben, ohne sie allerdings im Zusammenhange entsprechend zu verwerten. So erkannte er bei Nereis (S. 370) die nahe Verwandtschaft des Hüllgewebes mit der Grenzlamelle des Hautmuskelschlauches aus den ähnlich wie dort „reich verästelten, fädig struierten Zellen, deren Grenzen nicht zu bestimmen sind“. Auch war es ihm aber schon aufgefallen, daß die Kerne dieser Gewebepartien durchaus nicht gleich waren, denn die einen sahen klein und dunkel gefärbt aus, andere wieder „größer und dann bläschenförmig, mit deutlichem Nukleolus“. Und noch mehr Nachdruck verlieh er dieser Inkonzistenz der Kerne anläßlich der Beschreibung des Hüllgewebes bei Sigalion, wo sogar der Uebergang der einen Kernform zur anderen angedeutet und das Beisein von Körnelungen in jenem Gewebe hervorgehoben wird. Aus diesen Tatsachen kann eigentlich mit ziemlicher Sicherheit der Schluß gezogen werden, daß S c h n e i d e r bereits Zeuge war der fundamentalen Prozesse des Aufbaues des fibrillär-faserigen Bindegewebes, ohne sie richtig gewürdigt zu haben. „Es besteht“, wie es dort wörtlich heißt, „aus reich verästelten Zellen, deren genaue Formen nicht festzustellen sind, die scheinbar direkt miteinander zusammenhängen. Um die meist großen bläschenförmigen, einen deutlichen Nukleolus zeigenden, Kerne, die aber auch schmal-elliptische Formen annehmen und dann dunkel gefärbt sein können, fügt sich ein leichtes, zartfädiges Sark, welches von verschiedenen großen, von hyaliner Zwischensubstanz erfüllten, Räumen durchsetzt ist. Die Fäden verlaufen in lockeren Zügen, vermutlich entsprechend den Zellfortsätzen, die nicht scharf abzugrenzen sind. Sie bilden ein Maschennetz mit eingelagerten hellen Kanälen, in deren Umgebung sie membranartig verbunden scheinen. Die Verbindung wird durch eine zartlamellöse Grundsubstanz bewirkt, die sich mit der van Gieson-Methode nicht färbt.“

„Derart sind vor allem die Zellen auswärts von den Fasersträngen beschaffen. Ueberall verstreut liegen die großen runden hellen Kerne in dem gleichfalls hellen grobschaumigen und retikulären Sark. Hier und da sind in der Umgebung manchen länglichen Kernes körnige Einlagerungen zu erkennen, es wird hiedurch der Uebergang vermittelt zu kleinen gestreckten Kernen innerhalb spindelförmiger gekörnter Zelleiber, die verschieden orientiert verlaufen und körnige verästelte Fortsätze abgeben. Ein scharfer Unterschied kann zwischen diesen spindelförmigen Zellen und den übrigen nicht gemacht werden.“ Aus diesen Worten geht weiters klar hervor, daß S c h n e i d e r Vorgänge schon beobachtet hat, die hier in Zusammenhang mit der Reaktivierung alter Kerne und mit der Bildung ganz neuer aus dem Chromatin der alten gebracht werden. Interessant, daß auch zu jener Schilderung des Autors manche Mikrophotographie aus der vorliegenden Arbeit die Illustration abgeben könnte.

Anläßlich der Besprechung der Histologie der Bauchganglien-kette von Eisenia (Lumbricus) gibt S c h n e i d e r eine wertvolle Abbildung histologischer Einzelheiten wieder, wobei er die Bakteroiden im Hüllgewebe besonders gut hervortreten läßt (Textfigur 2 s. n. S.). Wenn die Zeichnung der Natur vollkommen entspricht, dann ist es mit der Stäbchenform jener Gebilde sehr schlecht bestellt, denn S c h n e i d e r zeichnet fast ausschließlich rundliche Körner. In einer Richtung ist aber seine Zeichnung sicher zu bemängeln, insofern nämlich die Granulationen ganz frei daliegen, statt in eigenen, zusammenhängenden Plasmamassen und Plasmasträngen eingebettet zu sein, wie es sicherlich in der Tat auch bei jenem Wurme der Fall sein dürfte.

Bei dieser Fülle von richtigen Beobachtungen muß es doch auffällig erscheinen, daß nicht S c h n e i d e r schon, zumal er die Bakteroiden als Charakteristikon des Bindegewebes ansieht, zu dem gleichen Resultat gekommen ist, das hier vorliegt; ja man könnte vielleicht sogar an der Richtigkeit unserer Deutungen zweifeln. Indessen darf nicht vergessen werden, von welchen Gesichtspunkten S c h n e i d e r s Vorstellungen über die Entstehung tierischer Gewebe geleitet waren. Der Ausdruck „Trophochondren“, der von ihm in den obigen Zitaten gebraucht wird, ist bezeichnend. Man muß hierzu in dem allgemeinen Teil seines Lehrbuches nachlesen (S. 99 und ff.). Wie die Fäden des Zellplasmagerüsts, so denkt

er sich auch alle Stütz-, Nerven- und Muskelfibrillen aus Körnchen (Chondren) entstanden; er nennt solche Desmo- bzw. Linochondren. Woher die Körnchen stammen, sagt er nicht, sondern nimmt sie von Natur aus als integrierenden Bestandteil des Plasmagerüstes an zum Unterschiede von der Zwischensubstanz des Zelleibes, in der jene sich ausbreiten. Die Körnchen leben, können sich teilen und es spielen sich in ihnen Assimilations- und Dissimilationsprozesse ab,



Textfigur 2.

chemisch verschiedene Prozesse, je nach der Art der Zelle, welche die Chondren beherbergt und so fallen denn auch die Produkte des Dissimilationsprozesses verschieden aus; die Neurofibrille entstehe aus den Neurochondren, die Myofibrille aus den Myochondren. Neuro- und Myochondren werden, wenn sie das Dissimilationsprodukt ihrer Nahrung aufspeichern und erst auf einen Reiz vermutlich in bestimmten Fällen abspalten, Speicherkörner, Trophochondren genannt. So, meint S c h n e i d e r, werde auch die Stütz-

fibrille von einer besonderen Art Trophochondren abzuleiten sein und vielleicht sind die „Bakteroide“ gerade solche. Wenn so manches von den mikroskopischen Bildern, die bei dieser Studie zum Vorschein gekommen sind, namentlich die feinsten Körnchenzüge und ihre Umwandlung in Bindegewebsfibrillen unter Auflösung der Granula S c h n e i d e r vorgelegen wäre, er hätte gewiß über Trophochondren der Stützgewebe kaum bloß in Vermutungen gesprochen, obgleich mit seiner Theorie auch dann nicht das Richtige erreicht worden wäre. Denn mögen die vitalen Körner (Chondren), von denen er ausgeht, welcher Art immer auch sein, stets liegt ihre Tätigkeit im Bereich einer Zelle. Hier verhält es sich aber anders: die Körnchen werden aktiv außerhalb des Zellverbandes angetroffen, gerade in Gegenden, wo die Tätigkeit der Bindezellen stillsteht, vielleicht nur vorübergehend, vielleicht aber auch auf immer. Allerdings hat S c h n e i d e r auf die Bildung von Binde-substanzen außerhalb von Zellen nicht vergessen und für sie die ganz hypothetischen Kolo-chondren (Binde-, Klebe- oder Kittkörner) aufgestellt. Er hat sich solche sicher metamikroskopisch gedacht und konnte daher unmöglich die Bakteroiden als solche auffassen. Wohl ist ihm die Vitalität dieser zweifelhaften Granula nicht entgangen; daß er sie aber am ehesten seinen Trophochondren einverleibt wissen wollte, dazu mögen ihn zwei Momente besonders veranlaßt haben und zwar ihr Wachstum einerseits, das er als eine Aufstapelung von Nährstoffen deutete und andererseits ihr Aufgehen in kleinste Granula, das er auf Abspaltung von Reservestoffen zurückführte. Die wichtige Tatsache aber, daß die Körnchen immer das Bestreben zeigen, einfache Reihen zu bilden, ist von ihm viel zu wenig gewürdigt worden; und daß sie sich alsdann in das Substrat ihres Trägers auflösen, hat er überhaupt nicht verfolgt. Das aber sind gerade die fundamentalen Geschehnisse, die für die Bedeutung der Bakteroiden als Bildner und Erhalter des fibrillär-faserigen Bindegewebes Zeugnis ablegen; der Vorgang ihrer Entstehung in den Mutterzellen des Bindegewebes macht die Annahme jedweden unerklärlichen Reizes, der nach S c h n e i d e r die Körner zur Abspaltung ihrer Dissimilationsprodukte veranlassen soll, überflüssig. Das Wachstum einer Zelle samt ihrem Kerne muß gewisse Grenzen haben und ihrer Funktion dürften ebenfalls zeitliche Schranken gesetzt sein; daß mit ihrem erschöpften Zustande die Möglichkeit der Neubildung von Bindegewebe für das Tier erloschen sein sollte, wäre unnatürlich. Die

zunächstliegende Annahme, daß, wie in anderen Geweben, die Mutterzellen sich fortgesetzt teilen und mit ihnen auch der Fibrillen und Fasern immer mehr werden, trifft hier nicht zu, ebensowenig die noch lange nicht allgemein anerkannte Annahme, daß sich Fibrillen durch Teilung von ihresgleichen vermehren, sondern der oben beschriebene Modus; und dieser zwingt, hier zu den Lehren von Mitochondrien und Chromidien Stellung zu nehmen.

Mitochondrien und Chromidien.

Die Mitochondrien haben in Anbetracht der verhältnismäßig kurzen Zeit seit 1897, als sie so recht in die Forschung eingeführt worden sind, eine überaus stattliche Literatur erreicht. B e n d a gilt als ihr Entdecker, weil er durch ein spezifisches Fixierungs- und Tinktionsverfahren (chrom- und osmiumhaltige Gemische bzw. Eisenhämatoxylin- oder B e n d a s Doppellackverfahren) Granulationen in den Zellen sichtbar machte, die zwar auch andere Forscher vor ihm beobachtet, nicht aber als einheitliche Gebilde beurteilt hatten. Als Vorgänger der Mitochondrienforschung werden l a V a l e t t e S t. G e o r g e (1886), A l t m a n n (1894), B o u i n, v o n B r u n n (1884) und die Brüder Z o j a (1891) genannt. Wenn B e n d a die „Cytomikrosomen“, „Pastidulen“ und „Granula“ der früheren Autoren unter die gleiche Benennung der Mitochondria brachte, so wollte er damit besagen, daß es sich um Körnchen (*χρόμιον*) in Zellen handle, deren spezielle Eigenschaft es ist, sich zu Fäden (*μίτος*) aneinander zu reihen. Wo es tatsächlich zu solchen Fäden kommt, lägen Chondriomiten vor. M e v e s (1907) kam dann mit den B e n d a schen Methoden auf Stäbchen, die er auf Mitochondrien zurückführte und Chondriokonten nannte; diese und die Chondriomiten faßte er unter der Bezeichnung Chondriosomen zusammen. Wenn derselbe Autor später (1910) jene Benennung durch Plastochondrien, Plastokonten bzw. Plastosomen ersetzte und endlich der eifrigste Verfechter der Mitochondrienlehre D u e s b e r g (1912) den letzten Namen allein für alle die anderen in der Literatur gebraucht wissen wollte, so lag dabei die Absicht zugrunde, ein indifferentes Material damit zu bezeichnen, das sich während der Entwicklung des Keimes zu den verschiedensten Geweben differenzieren kann. Zugleich hat man auch der Ueberzeugung Ausdruck gegeben, daß ein ganz spezielles Aequivalent im Plasma zu den

Chromosomen des Kernes gefunden worden sei. Ja es sollte hiedurch sogar die Stellung der Chromosomen als Träger und Ueberträger der Qualität der Zellen, wie man sie als solche seit Jahren aus den Teilungsprozessen immer genauer zu erkennen glaubte, strittig gemacht werden; die Plastosomen sollen bestimmt sein, ihnen einen Teil der Rolle abzunehmen und wären als gleichwertige Vererbungsträger anzusehen. Zuerst war in der Forschung bloß von der Mitochondria der männlichen Geschlechtszellen die Rede; erst später fand man sie nach und nach auch in den Embryonalzellen und steht heute soweit, um zu behaupten, daß sie sich in allen Zellen vorfinden. Diesbezüglich ist wohl kaum ein anderer so berufen, sein Urteil abzugeben wie Duesberg; er schreibt (1912, S. 590): „Man muß zuerst sagen, daß sehr zahlreiche Beobachtungen, deren Einzelheiten man weiterhin finden wird, die Existenz der „Mitochondria“ in den männlichen Geschlechtszellen der Vertebraten wie der Evertebraten aller Gruppen, sowie ihre Rolle beim Aufbau des Spermatozoids nachgewiesen haben und dieser Punkt steht zurzeit tatsächlich außer aller Diskussion. Die Existenz der „Mitochondria“ in anderen Zellen als den Samenzellen ist dagegen strittig.“ Und so steht es bis heute noch.

Im Hinblick auf jene Hypothese, daß eine jede Zelle im Plasma Körnchen als Träger des ihr zukommenden spezifischen Charakters besitze, haben bereits Forscher ernste Untersuchungen über das Werden von Muskeln-, Nerven-, Bindegewebsfibrillen u. a. m. aus Plastosomen veröffentlicht. Hier interessiert vor allem das, was über die Entstehung von Bindegewebsfibrillen geschrieben worden ist. Es stammt von Meves (1910). Nicht ohne Absicht soll Duesbergs Referat darüber (1912, S. 743) hier wiedergegeben werden:

„Meves hat die Entwicklung der Plastosomen der Embryonalzellen des Huhnes in den Zellen des Bindegewebes und speziell in den Sehnen der Glieder verfolgt. Die Anlage der Sehne besteht zuerst aus Haufen von anastomosierenden Bindegewebszellen, welche parallel der Achse der künftigen Sehne langgezogen sind. Diese Zellen schließen in ihrem Zellkörper und in ihren Fortsätzen Plastokonten ein. Kern, Protoplasma und Plastokonten unterliegen gleich zu Beginn der weiteren Stadien einem ziemlich beträchtlichen Wachstum (der Kern verdoppelt sein Volumen). Etwas später, in Präparaten, die mit modifizierter Flemmingscher Flüssigkeit und Eisenhämatoxylin behandelt waren und infolgedessen die Plastosomen zeigen, und weiter in einer Lösung von Rubin S., welche die kollagenen Fasern zur Erscheinung bringt, sieht man diese Elemente stark rot gefärbt erscheinen.

Sie nehmen in diesem Stadium eine ganz charakteristische Lage ein: »sie liegen den Zellkörpern so dicht an, daß sie mit der Zelloberfläche zusammenfließen und als rot gefärbte Konturen der Zelle erscheinen (S. 162—163)«. Die älteren Fasern dagegen verlaufen meist zwischen den Zellen“.

„In demselben Stadium konstatiert man, daß die länger gewordenen und weniger gebogenen Plastokonten (oder wenigstens doch ein Teil von ihnen) auch eine epizelluläre Lage eingenommen haben, was man ebenso auch an den mit Rubin färbbaren Fibrillen, mit Sicherheit an Querschnitten erkennen kann; an solchen Schnitten erscheint die Oberfläche der Sehnzellen mit Punkten bedeckt, von denen die einen schwarz sind, Querschnitte der Plastokonten, die anderen rot, Querschnitte der Fibrillen. Im Inneren der Zellen findet man noch Plastosomen. Zwischen den Zellen erscheinen bald freie Fibrillen. Diese Bilder geben M e v e s die Ueberzeugung, daß die kollagenen Fasern aus den Plastosomen entstehen. Eine Schwierigkeit zeigt sich indessen: die Plastokonten in ihrer epizellulären Lage sind immer Fäden von bestimmter, wenn auch ziemlich beträchtlicher Länge; die Fibrillen sind dagegen von ihrem Auftreten an außerordentlich lange Fäden: »freie Endigungen der Fibrillen lassen sich nicht bestimmt nachweisen (S. 163).«

„Um diese Schwierigkeit zu umgehen nimmt M e v e s an, daß die Plastosomen, nachdem sie sich an die Oberfläche der Zellen begeben haben, ihre chemische Zusammensetzung in der Art ändern, daß sie nicht mehr färbbar sind, weder mit den Färbungsmethoden der Plastosomen (Eisenhämatoxylin) noch mit denen der kollagenen Fibrillen (Rubin); in diesem Moment fließen sie (die in einer Reihe liegenden), mit ihren Enden zusammen, dann ändern sie noch einmal ihre Färbbarkeit und lassen sich mit den Färbemethoden der kollagenen Fibrillen färben: sie sind dann differenzierte Fibrillen. Diese sind zuerst an die Zellen angeheftet wie die Plastosomen, denen sie entstammen, sie lösen sich alsdann los und liegen frei zwischen den Zellen. Das Studium der weiteren Entwicklung zeigt, daß die Zellen keine Neubildungen von Fibrillen hervorbringen, sondern daß die schon vorhandenen Fibrillen durch sich selbst wachsen und sich vermehren. Im Anfang besteht wohl eine Reihe von Fibrillenschüben, aber diese hören mit dem 14. Tage auf und nach diesem Termin vermehren sich und wachsen die Fibrillen ausschließlich »durch eigene formative Tätigkeit«; man beobachtet auch keine Plastosomen mehr an der Oberfläche der Sehnzellen.“

„In dieser Arbeit zeigt die Demonstration des plastochondrialen Ursprungs der kollagenen Fibrillen eine Lücke, was selbst M e v e s anerkennt.“

Ein sicherer direkter Uebergang von Plastosomen in die Bindegewebsfibrillen ist eben nicht erwiesen. Aber die höchste Wahrscheinlichkeit für eine solche Ableitung ist, wie D u e s b e r g mit Recht betont, darin zu erblicken, daß die Plastosomen knapp vor der Fibrillenbildung epizellulär werden, mit jenen gleiche Dicke und Lage besitzen und daß man bisher ansonsten kein anderes Material für den Ursprung der Bindegewebsfibrillen ausfindig zu machen vermochte. Es fragt sich nur, ob dann, da das fibrillogene

Stadium der Mitochondrialtinktion so abhold ist, überhaupt noch von den Plastosomen als Bausteinen der Fibrille gesprochen werden kann, ob nicht vielmehr ein ganz anderes Umwandlungsprodukt bzw. Endprodukt vorliegt? Das was Koltzoff (1906) über die Bedeutung der Plastosomen in den Samenzellen von *Dromia* beobachtet hat, spricht fürs letztere. Man kann dort nämlich genau beobachten, wie jene Körperchen in Fibrillen übergehen, zum Teil in solche, die spiralig, zum Teil aber wieder in andere, die längs verlaufen, also zu sogenannten Skelettfibrillen der Spermie werden. Seit langem gilt die Essigsäure für ein Mittel, das die Plastosomen weglöst; jenen Fibrillen aber kann sie nichts mehr antun. Daher liegen auch keine Plastosomen hier vor. Das tut indessen der obigen Behauptung keinen Abbruch, denn die Theorie sieht in den fraglichen Gebilden ein indifferentes materielles Substrat, das den Differenzierungsprozessen zugrunde liegt und sich erst in den verschiedenen Geweben zu spezifischen Substanzen differenziert. Vermöge welcher Kraft?

Hier hält man an einem Punkte, der, wie es scheint, so viele, darunter auch Cytologen von bestem Ruf, abhält, der Mitochondrienlehre beizutreten. Ihre Verfechter haben, wie gesagt, den Plastosomen eine eigene Kraft, gerade so, wie sie den Chromosomen supponiert wird, vindiziert. Für diese Parallelisierung haben sie sich manchen Vorwurf gefallen lassen müssen, vor allem den gegen die beanspruchte Einheitlichkeit jener Gebilde. Wo soll nur eines der konstanten Merkmale, die die Chromosomen kennzeichnen, bei Plastosomen vorhanden sein? Wo z. B. die ganz bestimmte Zahl für alle möglichen Zellen eines und desselben Individuums? Im Gegenteil, die größten Schwankungen nimmt man wahr, eine beiläufig gleichmäßige Verteilung höchstens auf die Einheiten eines und desselben Gewebes, im benachbarten schon andere Verhältnisse, abgesehen davon, daß in embryonalen und regenerierenden Zellen überhaupt die Zahl der Plastosomen viel stattlicher sein soll als sonst. Nicht besser ist es um die Art der Anordnung bestellt. Ist, was die Chromosomen betrifft, die konstante Regelmäßigkeit bei uns förmlich in Fleisch und Blut übergegangen, so ist keine Spur davon bei den Plastosomen zu vermerken. Das eine Mal stehen sie dem Kern, das andere Mal dem Centrosom näher, oder liegen sie beiden fern. Bis in welche Einzelheiten kennt man heute die Lebensgeschichte der Chromosomen, so daß man mit Sicherheit sagen kann,

daß aus ihnen wiederum Chromosomen bloß hervorgehen können. Aus den Plastosomen hingegen läßt die Mitochondrientheorie ganz heterogene Substanzen entstehen, Epidermisfibrillen, kollagene Fibrillen, Muskel oder Nervenfibrillen u. a. m., kurz Substanzen von grundverschiedenem Chemismus. Man darf nicht glauben, daß die angegriffene Lehre solchen Einwänden wehrlos gegenübersteht; wenn es ihr trotzdem nicht gelungen ist, sich allgemeine Anerkennung zu verschaffen, so hat das Gründe mannigfacher Art. Vor allem weiß man von den Plastosomen, ausgenommen die der männlichen Geschlechtszellen, heute noch viel zu wenig; überdies ist die gleiche Färbbarkeit noch kein hinreichender Beweisgrund gegen die Vermutung, daß bei all dem, was man unter den einen Hut des Plastosoms bringt, ganz heterogene Substanzen vereint sein dürften; endlich aber und das scheint das schwerwiegendste Hindernis zu sein: die Vorstellung von der dominierenden Rolle des Zellkernes und der Bedeutung der Chromosomen wurzelt zu tief und ist gut fundiert.

Es ist das Verdienst O. Hertwigs (1884) und E. Straßburgers (1884) gewesen, aus der spekulativen Idioplasmatheorie Nägels, die neben einem Ernährungsplasma der Zelle noch ein Idioplasma, die Summe elementarer Lebenseinheiten postulierte, ohne sich über eine besondere Lokalisation derselben in der Zelle zu äußern, den Kern als den Sitz des letzteren herausgeschält und seine Wichtigkeit vor dem übrigen Zelleib weit emporgehoben zu haben. Was dann alles seit jener Zeit zur Festigung dieser Tatsache geleistet worden ist, bildet förmlich das Um und Auf der Histologie und braucht wohl hier nicht weiter auseinandergesetzt zu werden. Es scheint aber nicht wunderlich, daß, wenn jemand Kernstudien selbst betrieben hat, er den Kern allein als Inbegriff des Lebens der Zelle ansieht. Eine solche Denkungsart stützt sich auf mannigfache Erfahrungen. So ist es zweifellos, daß ohne Kern oder Kernrest der Plasmaleib zugrunde geht, wogegen das Plasma mitunter kaum nachweisbar ist, wenn sich der Kern gerade zu wichtigen Aktionen anschickt. Die histologischen Bilder embryonaler und regenerierender Gewebe lassen ganz besonders die Kerne hervortreten, während das Plasma zwischen den großen, oft völlig aneinanderstoßenden Kernen beinahe ganz verschwindet. In den ersten Stunden der embryonalen Entwicklung eines jeden Individuums beherrschen Geschehnisse am Kern, wie die Vermehrung, Individualisierung und gesetzmäßige Verteilung des Kerninhaltes allein das Feld;

die Rolle des Plasma ist im Vergleich zu der der chromatischen Substanzen geradezu nichtssagend. Und dazu, was man an Kernprozessen bei Ei- und Samenreifung, der Aequations- und Reduktionsteilung und der Befruchtung nachgewiesen hat und mit der Vererbungstheorie in Einklang zu bringen verstand, stärkte das Festhalten an der Idee, daß es außer dem Kern allein nichts in der Zelle geben kann, was auf ihre Bestimmung prinzipiell Einfluß nehmen sollte. Wenn nun aber dennoch Forscher neue Elemente entdeckten, die außerhalb des Kernes mit einer gewissen Konstanz auftreten und vielfach an den Bewegungen der Karyokinese regen Anteil nehmen sollten, dann braucht die Vermutung, daß diese fraglichen Gebilde dem Kern entsprossen sind, nicht zu befremden. Und damit muß die Chromidialtheorie in den Kreis vorliegender Betrachtungen einbezogen werden.

Den Grundstein zu dieser Lehre hat eigentlich R. Hertwig (1903) gelegt. Er beobachtete im Plasma von *Actinophaerium Eichhorni* Körnchen, deren Zahl namentlich dann, wenn die Tiere hungerten, sehr groß wurde, weil sich die Kerne in sie auflösten. Chromidien nannte er jene Gebilde und leitete sie vom Zellkern ab. Seitdem haben Hertwig selbst und neben anderen Forschern seine Schüler, voran Goldschmidt und Popoff die Lehre von den Chromidien weiter ausgebaut. So erklärt man sie denn heute für Kernelemente von der Art der Chromatinkörnchen, die vom Kern in den Plasmaleib ausgestoßen werden. Indessen steht diese Definition auf nicht zu starken Füßen und ihre Richtigkeit wird stark angezweifelt, weil der Chromidienaustritt aus dem Kern nirgends einwandfrei bewiesen worden ist und in der sonstigen Charakterisierung jener Gebilde, insbesondere was ihre Bestimmung betrifft, die Autoren zu widersprechenden Resultaten gekommen sind. So vertritt Goldschmidt die Ansicht, daß in dieselbe Kategorie von Formelementen sogenannte Chromidialstränge in den Zellen der Askariden, die Plastosomen, der Golgische Netzapparat, die Nisslschen Körper, die Pseudochromosomen, Centrophormien und nach Popoffs Meinung sogar auch ein Teil des Idiozoms gehört, was alles von ihm unter dem Begriffe des „Chromidialapparat“ vereinigt wurde. Aber hinsichtlich der Bedeutung der Chromidien und des Chromidialapparates stehen R. Hertwig und Popoff den Anschauungen Goldschmidts gegenüber auf einem anderen Standpunkt.

R. Hertwig geht von seiner Theorie der Kernplasmarelation aus, derzufolge in jeder Zelle ein bestimmtes Massenverhältnis von Kern und Plasma existieren müsse. Bei seinen Protozoenstudien ist es ihm gelungen, nach Belieben dieses natürliche Verhältnis in ein Mißverhältnis umzuwandeln, indem er die Einzeller überfütterte oder hungern ließ. In beiden Fällen erreichte er Riesenkerne im Zelleib, die sich alsbald ihres Chromatins entledigten. Die Emission von Chromatinmassen ist eine Selbstregulation und führe die gestörte Kernplasmarelation wieder in normale Bahnen. Popoff folgt hierin R. Hertwig auch hinsichtlich des Chromidialapparates. Goldschmidt dagegen hat sich die Erklärung des gleichen Vorganges anders zurechtgelegt. Den Ausgangspunkt für ihn bilden seine Erfahrungen mit Muskelzellen der Askariden. Dort hat er im Plasma mit Kernfarbstoffen teils längere, teils kürzere gerade und gewundene Stäbchen gefunden, die in Ueberzahl um den Kern lagern; von hier aus strahlen andere radiär aus und lassen sich mitunter bis zwischen die Muskelsäulchen verfolgen. Er glaubte unzweideutige Bilder erhalten zu haben, wie die „Chromidialstränge“ — so nannte er jene Gebilde — aus dem Kern herauswachsen. Ihre Zahl nehme in lebhaft funktionierenden Zellen zu. Weil er die Chromidialstränge aber auch in den Epithelzellen des Mitteldarms und den Drüsenzellen des Enddarms und auch hier wiederum vornehmlich während der Verdauungsprozesse vorfand, so ging er weiter und meinte, derartig wichtige Formelemente der Zelle dürften wohl nicht allein auf die Askariden beschränkt sein. Das brachte ihn auf die Homologisierung aller obengenannten Elemente, die aus dem Kern austreten sollten, wenn es die Funktion der Zelle erfordert. Es bestehe — und das ist das Wesentliche an seiner Theorie — in jeder tierischen Zelle der Zustand der Zweikernigkeit, selbst dort, wo er nicht so klar zutage liegt wie bei den Wimpertierchen, sondern nur ein Kern nachweisbar ist. In einem solchen vereinigen sich zweierlei chromatische Substanzen, das Idiochromatin, rein für die Propagation der Chromosomen bestimmt, und das Trophochromatin, das den Stoffwechselprozeß der Zelle und die sich aus diesem ergebenden Funktionen, die Gestaltung und Entstehung von Zellprodukten, sowie die Bewegungen reguliert. Kommt es nun zu einem Austritte des letzteren aus dem gemeinsamen Verbands des Kernes, dann liegen Chromidien vor; sie bleiben ihrer Bestimmung treu und bilden im Plasma den Ausgangspunkt für die Funktionen der Zelle

und ihrer Produkte, also vor allem der verschiedenen Arten von Fibrillen.

Nun wird aber gerade für diese Verrichtung von anderer Seite der Plastosomenbestand in Anspruch genommen und das in einer für Goldschmidt offenbar in so überzeugenden Weise, daß er erklärt, Chromidialapparat und Plastosomen seien ein und dasselbe. Für diese Identifizierung hat Duesberg (1912) Goldschmidts Untersuchungen des Chromidialapparates mit einer höchst abfälligen Kritik bedacht, zu der er um so mehr Recht zu haben glaubte, als Goldschmidt selbst bereits eine Reihe seiner Irrtümer eingesehen hat. Goldschmidts Chromidialstränge, auf die die ganze Theorie aufgebaut ist, seien absolut keine Plastosomen und andere Autoren haben bereits nachgewiesen, daß hinsichtlich ihrer Ableitung vom Kern seinerzeit eine Täuschung vorlag. Selbst zugegeben, daß vieles, was von den Schülern Goldschmidts als Chromidien beschrieben worden ist, namentlich in den männlichen Geschlechtszellen, mit den Plastosomen identisch sei, so besteht zwischen den Anhängern der Chromidial- und Plastosomentheorie der unüberbrückbare Gegensatz, als jene den nukleären Ursprung postulieren, diese ihn aber negieren.

Es war notwendig, hier auf die beiden Lehren näher einzugehen, weil das vorliegende Thema in die eine ebensogut einzuschlagen scheint wie in die andere; einen Beweis dafür liefert schon der bloße Vergleich der Illustrationen mit solchen aus der einschlägigen Literatur. Und wenn sich seit K. C. Schneider jemand aus dem einen oder anderen Lager mit dem Objekt bei Würmern beschäftigt hätte, es wäre sicher bereits die Entscheidung zugunsten der Mitochondrien oder Chromidien gefallen. Indessen erscheint diese Kategorie von Tieren, soweit es der Einblick in die Literaturlisten gestattete, von beiden Richtungen ganz beiseite gelassen.

Der Annahme, es könnte sich hier um Plastosomen handeln, kommen mehrere Umstände zustatten: so lassen sich die Gebilde nach Fixierung mit Chromsäuregemisch durch Eisenhämatoxylin mit besonderer Brillanz darstellen; sie besitzen unverkennbar eine große Neigung, sich zu Reihen zu ordnen; sie bilden Stäbchen und Fäden und gehen schließlich in Bindegewebsfibrillen über. Dieses letztere Moment tritt an zahlreichen Stellen in so augenfälliger Form zutage, daß darob jedweder Zweifel ausgeschlossen ist; und gerade diese Tatsache müßte, da die Anhänger der Mitochondrien-

theorie jenes Vermögen den Plastosomen allein zuschreiben, hier ausschlaggebend sein, vorausgesetzt, daß die Bildung der Bindegewebsfibrillen aus Mitochondrien überhaupt einwandfrei erwiesen wäre. Daß sie sich hier allerdings in anderer Art vollzieht als dort, könnte in Anbetracht dessen, daß es sich bei *M e v e s* um einen Vogelembryo, hier um einen Anneliden handelt, einigermaßen erklärlich sein.

Gegen eine Plastosomen-Diagnose spricht zunächst der Umstand, daß Essigsäure, welche jene Gebilde, wie es stets in der Technik mit Nachdruck hervorgehoben wird, auflöst, in den vorliegenden Fixierungsmitteln mit vertreten war und zwar im folgenden Verhältnis: Kaliumbichromat 70 : Formol 20 : Eisessig 10. „Alle Flüssigkeiten“, sagt *D u e s b e r g* (1912, S. 602), „welche die Plastosomen konservieren, erfüllen die folgende Bedingung, über deren Wichtigkeit alle Autoren einig sind: sie enthalten nur eine sehr geringe Menge oder gar keine Essigsäure.“ In den von *B e n d a* und *M e v e s* empfohlenen Gemischen ist allerdings auch Essigsäure vertreten; ob sie nun relativ hier doch allzu schwach vertreten war, als daß sie hätte die fraglichen Gebilde beeinträchtigen können und ein höherer Prozentsatz davon sie doch aufgelöst hätte, das festzustellen wäre nur empirisch an neuem Tiermaterial möglich gewesen, wenn nicht der Weltkrieg den Zutritt zu den marinen Fundorten versperrt hätte.

Ein noch schwierigeres Bedenken, sich für Plastosomen zu entschließen, zeigt sich darin, daß die Ableitung der Körnchen aus dem Zellkern zum Teil hier in ernste Erwägung gezogen werden muß, also eine Anschauung, die für Mitochondrienkenner ein für allemal erledigt sein soll.

Mitochondrien oder Chromidien? — Bei all der großen Ähnlichkeit im Verhalten hinsichtlich der Konservierung, Färbbarkeit, dem Habitus der Körnchen- und Fadenbildung, sowie auch der Lage (*M e v e s* hat die Plastosomen auch in den Fortsätzen der embryonalen Bindegewebszellen gefunden) kann man die vorliegenden Gebilde nicht als Mitochondrien aus dem einfachen Grunde ansprechen, weil ihnen jenes Merkmal, das *D u e s b e r g* in seiner Definition der Plastosomen als das ausschlaggebende bezeichnet, nämlich das der Kontinuität abgeht. Selbst angenommen, daß an den obenerwähnten Stellen regsten Wachstums die Körnchen in den obersten Schichten die Vorläufer der späteren tiefer in Netzen angeordneten (Taf. XIII,

Fig. 9 bh und ch) wären, so findet man in jungen Bindegewebszellen später anderorts im Körper des Tieres doch keine Spur von einer Granulation; diese erscheint erst später. Mithin kann von einer lückenlosen Verkettung, wie sie zwischen der chromatischen Substanz des Kernes einer Mutterzelle und den Tochterzellen von einer Generation zur andern besteht, nicht die Rede sein. Unsere Granula verschwinden auf einmal. Abgesehen davon gehen ihnen gegen jede Parallelisierung mit Chromosomen die Regelmäßigkeit in der Verteilung und die Konstanz der Zahl total ab; man kann es aus den Präparaten förmlich herauslesen, wie sie rein den mechanischen Einflüssen der Umgebung folgend sich dort häufen, wohin sie gedrängt werden.

Sind sie Chromidien? Durchaus nicht alle wenigstens, denn nur für einen Teil von ihnen ist der Austritt aus dem Kern mit höchster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, während für die anderen die plasmatische Provenienz gilt; das bedeutet allerdings wirklich wenig zur etwaigen Homologisierung mit Chromidien. Will man aber schon durch den Namen ihre wesentliche Eigentümlichkeit ausdrücken, nämlich daß sie überwiegend Körnchenreihen bilden und sich in Fibrillen umwandeln, so sollen sie *Fibrochondren* heißen. Darunter sind mithin Körnchen nukleären und plasmatischen Ursprungs einer Bindegewebszelle zu verstehen, die außerhalb nach Verlassen derselben Fibrillen und Fasern bilden, neue Bindegewebszellen begründen und vielleicht auch alte restaurieren.

Zusammenfassung.

Die „Bakteroiden“ der alten Autoren sind gewiß keine Mikroben; sie stehen vielmehr bei Chaetopterus mit der Bildung des fibrillär-faserigen Bindegewebes im Zusammenhange und werden im Hinblick darauf *Fibrochondren* genannt. Die Entstehung und das Wachstum der genannten Gewebeart hat man sich bei jenem Anneliden etwa folgendermaßen zu denken:

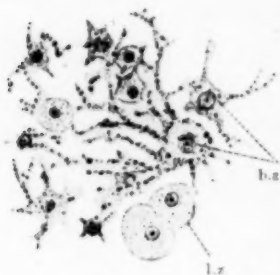
Den primären Bindegewebszellen wohnt laut ihrer natürlichen Bestimmung das Vermögen inne, mehr oder weniger Fortsätze zu bilden. Diese aber wachsen nicht ad infinitum. Die Zellen dürften sich in ihrer Tätigkeit erschöpfen; sie altern. In ihrem Plasma macht sich dies bemerkbar durch die Scheidung flüssiger Substanzen von den festen (Vakuolisierung). Die letzteren gehen in Form von Körnchen

von den ersteren getragen nach den Fortsätzen der Zelle ab. Währenddessen hat sich auch der Zustand des Kernes geändert. Seine körnigen Derivate wandern auf denselben Wegen, wie die plasmatischen Körnchen, gemeinsam mit ihnen; sie bilden Reihen. Die Grundsubstanz, durch die jene Körnchenzüge ihren Weg nehmen, ist allenthalben von Lymphkanälen durchsetzt. Diesen können die Granula neue Nahrung entnehmen, sie wachsen. Die einen — es sind offenbar jene, die dem Kern entstammen — erreichen die Größe junger Bindegewebszellkerne und werden zu solchen. Die anderen — wohl die plasmatischen — teilen sich wiederholt bis zu den feinsten Granulationen, aus deren Auflösung die Bindegewebsfibrillen resultieren. Nur durch das Beisammensein der beiden Arten von Körnchen auf der Wanderschaft werden die Verhältnisse gleich denen in der Mutterzelle hergestellt, wo unter dem ständigen Stoffwechsel zwischen Kern und Plasma die Zelle imstande ist, Binde substanz zu erzeugen; eine solche wird also auch hier und zwar gleich unter dem Einfluß obwaltender Zug- und Druckverhältnisse entweder in Form der Fibrille, der Faser, eines Bandes oder einer Lamelle gebildet.

Diese Art von Entstehung und Wachstum des fibrillär-faserigen Bindegewebes dürfte wohl nicht allein auf die Würmer beschränkt sein. Es ist bereits oben entsprechend gewürdigt worden, daß von allen Autoren bisher bloß K. C. S c h n e i d e r den in Frage stehenden Strukturen die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt hat. Ich habe mich der Mühe unterzogen und sein Lehrbuch in bezug auf diesen Punkt eigens durchgesehen und fand die interessante Tatsache, daß bereits bei den Spongien mit dem ersten Auftreten des eigentlichen Bindegewebes, wo sich nämlich in der gallertigen Grundsubstanz in der Tierreihe zum ersten Male Bindegewebsfibrillen, bzw. Fasern zu zeigen beginnen, das Auftreten von Granulationen gemeldet wird. Ausdrücklich schreibt dort (S. 270) S c h n e i d e r: „Bei *Aplysina aerophoba* erkennt man in der enchymartigen Grundsubstanz der Kammerzone zweierlei Zellen (Fig. 299), deren eine Art als Bindezellen, deren andere als Lymphzellen aufzufassen sind. Von den ersteren leiten sich die massenhaft angehäuften, sich leicht schwärzenden, Körner ab, die nicht frei in der Grundsubstanz, sondern in den Ausläufern der Zellen liegen (siehe dagegen *Chondrosia*)¹⁾.

¹⁾ Dort will Schneider die Körner frei in der Grundsubstanz gesehen

Die Ausläufer sind allerdings mehr aus der Art der Anordnung der Körner zu erschließen als direkt wahrzunehmen; aber die Anordnung ist, wie die Figur zeigt, eine so charakteristische, daß die Auflösung des Sarks in zahlreiche Ausläufer angenommen werden muß.“ Ich säume nicht, auch die besagte Figur 299 S c h n e i d e r s (Textfigur 3)



Textfigur 3.

hier wiederzugeben und kann hierzu nur bemerken, daß sie vortrefflich auch für Chaetopterus gelten könnte.

Man sieht ferner aus jener Stelle S c h n e i d e r s, daß er sich über die Gebilde bei Spongien ebendahin ausspricht wie über die Bakteroiden bei Würmern; er hält sie also für Trophochondren.

Bei den Cnidariern erwähnt S c h n e i d e r nichts von ihnen, wie überhaupt der Binde substanz dort wenig Worte gewidmet sind, was wohl dem Umstande zuzuschreiben ist, daß der Autor keine Meduse in den Kreis seiner Betrachtungen eingeschlossen hat; und doch käme der Schirm dieser Tiere mit seiner derberen Ausbildung von Bindegewebe gerade hiefür in Betracht.

Bei den Ctenophoren wird im Texte von den Körnchen der Bindegewebszellen überhaupt nicht gesprochen, obgleich in der danebenstehenden Textfigur die Fortsätze der Zellen nahezu durchwegs mit Körnchen erfüllt dargestellt sind; auch im Plasma der Zellen werden Granula abgebildet.

Daß bei den Würmern diesem Gegenstande der breiteste Raum der Besprechung gewidmet wurde, ist bereits oben erwähnt worden.

Endlich beschreibt S c h n e i d e r (1902, S. 509) im Fettgewebe von Insekten (*Periplaneta orientalis*) sog. Bakteroidenzellen. Indem der Autor hierbei eine Anspielung auf die Bakteroiden von *Lumbricus* macht, ist er auch da kaum dafür zu haben, in den geformten Einschlüssen der Zellen Bakterien zu sehen, wie es B l o c h m a n n getan hat, sondern glaubt, wieder Chondren einer noch unbekannten Funktion vor sich zu haben.

Bekanntlich schwebt man betreffs keiner Gewebeart des tierischen Organismus in solcher Unsicherheit wie hinsichtlich des haben. Dieser Unterschied ist aber durchaus nicht schwerwiegender Natur, wenn man die gleich darauffolgenden Worte des Autors liest.

Bindegewebes. Die Frage seiner Genese ist, ungeachtet, daß sie schon bei der Begründung der tierischen Histologie durch S c h w a n n (1839) aufgerollt wurde und seitdem eine ganze Reihe hervorragender Forscher, unter denen wir die Namen eines Flemming, v. Ebner, Hansen, Henle, Kölliker, Merkel, Spuler und Weigert lesen, zur Lösung verlockt hat, endgültig nicht entschieden; vielmehr stehen einander zwei grundverschiedene Anschauungen gegenüber, deren eine mit derselben Energie von der einen Partei vertreten wird, wie die andere von der Gegenseite. Als Träger der einen gilt F l e m m i n g (1891), der annimmt, daß Bündel von Bindegewebsfibrillen im Innern spezifischer Zellen — man nennt solche Inoblasten oder Fibroblasten — und deren Ausläufer entstehen und zu Bindegewebsfasern werden. Er gründete seine Lehre auf Entdeckungen, die er am embryonalen Material gemacht hatte. Als bald aber kam R e i n k e (1894) auf die Schwierigkeit, wie man sich die mitunter respektable Verlängerung der Fasern vorstellen soll, wenn die Bindegewebszellen bereits in ihrer Jugend all ihr Material zu Fibrillen bzw. Fasern hergegeben haben sollen, ja letztere ganz fern von ihnen liegen. Dieser letztere Umstand mag M e r k e l (1895) veranlaßt haben, mit einer zu F l e m m i n g gegenteiligen Ansicht aufzutreten, nämlich der, daß der Entstehungsort jener Fibrillen eine homogene Interzellulärsubstanz sei, daß sie also nicht intra-, sondern interzellulär gebildet werden. v. E b n e r (1896) beobachtete bei der Bildung der Chordascheide der niederen Fische, daß primär die Fibrillen in direktem Kontakt mit der Oberfläche ihrer Matrixzellen angetroffen werden, daß sie aber nachträglich ohne ihren Einfluß weiterwachsen. Er nahm an, daß der von den Bildungszellen ausgeschiedenen Grundsubstanz das spezifische Vermögen innewohne, auf Zug und Druck mit Fibrillenbildung zu reagieren. Von Interesse ist es jedenfalls, daß er schon damals Körnchen an der Peripherie der Matrixzellen entdeckte und die Vermutung nicht unterdrücken konnte, daß vielleicht die Bildung der Fibrillen aus ihnen erfolge (S. 512). Als dann aber H a n s e n (1899) mit den Resultaten seiner diesbezüglichen Untersuchungen vor die Öffentlichkeit trat, bedeuteten diese endlich doch ein Kompromiß zwischen den divergenten Anschauungen. Jener Autor wollte nämlich gefunden haben, daß die embryonale Binde substanz zelle einen Mantel, den er das Ektoplasma nennt, an ihrer Peripherie bilde; diesem komme das Vermögen zu, faserige Elemente zu bilden; es

persistiere dieses Ektoplasma nun weiter im Leben des Organismus und bewahre jenes Vermögen relativ lange, was Flemming (1902 S. 9) zur Auslegung veranlaßte, als „Bestände die gesamte Interzellulärsubstanz des Bindegewebes aus vereinigten Ektoplasmen von Zellen, die fibrillär umgewandelt wurden und . . . „mitlebend fortbestehen unter dem vitalen Einfluß der produzierenden Zellen und zur Entwicklung neuer interzellulärer Formteile imstande bleiben“. Den ursächlichen Vorgang bei der Verlängerung der Fasern denkt sich Flemming in der Intussuszeption.

Es ist schwer zu verstehen, wie der Einfluß der Mutterzellen auf das zusammenhängende Ektoplasmagerüst zustande kommen soll, wo doch manchmal die räumlichen Differenzen ganz erhebliche Dimensionen annehmen oder sogar jede Spur der Bildungszellen unauffindbar ist. Dagegen, daß die Interzellulärsubstanz als lebend aufzufassen sei, hat sich bereits Weigert (1896) gewendet. Wie soll denn auch etwas, was einerseits von den Mutterzellen abgestoßen und bereits umgeformt ist, andererseits ein Zellenleben weiterführen. Und ein anderes Leben anzunehmen als jenes, das auf dem Stoffwechsel zwischen Kern und Zellplasma beruht, ist nach den heutigen Anschauungen wohl nicht möglich und für die Bindegewebsbildung gar nicht notwendig, wenn die Fibrochondren ihre Wanderungen, wie oben gezeigt wurde, machen; durch sie wird uns jetzt der Einfluß der Mutterzellen selbst in entlegenen Gebieten auf die Interzellulärsubstanz klar, jetzt lebt sie auch auf, allerdings nicht im Sinne Hansen-Flemmings in der Gesamtheit als Ektoplasmagerüst, sondern nur in den Bahnen der wandernden Körnchen; und auch nur in diesen bewahrt sie die formative Kraft der Fibrillen und Fasern. Insofern es sich um die Einlagerung und Auflösung plasmatischer Fibrochondren in vorgezeichnete Bahnen der Fibrillen handelt, könnte die Flemmingsche Vorstellung von der Intussuszeption, wenn auch nicht in des Wortes wahrer Bedeutung, gelten gelassen werden.

Uebrigens verdient hier noch eine Figur Flemmings aus dem Jahre 1897, die wiederholt in Hand- und Lehrbüchern reproduziert wird, volle Berücksichtigung (Textfigur 4 s. n. S.). Sie veranschaulicht die Entstehung von Bindegewebsfibrillen innerhalb einer Bindegewebszelle und derer Fortsätze. Außer den Fadenstrukturen sieht man eine Anzahl fädig gereihter Körnchen. Was für eine Bewandtnis hat es mit diesen Granulationen? Sind sie nicht auch die Vorläufer

der wirklichen Fäden wie bei *Chaetopterus*? Merkwürdig jedenfalls, daß uns der Autor darüber nichts sagt, noch merkwürdiger, daß uns nicht einer der obengenannten Forscher dergleichen zu berichten wußte. Vielleicht liegt die Ursache darin, daß sie alle ihre Studien an Vertebraten machten und daß bei diesen der Prozeß der Fibrillenbildung sich auf das Innere spezifischer Zellen und deren Fortsätze konzentriert, während er beim niedrigstehenden Wurme allorts



Textfigur 4.

im Körper, auch außerhalb der Zellen stattfindet. Dann wäre bisher bloß Fleming sein Zeuge gewesen, ohne ihn erfaßt zu haben.

Jedenfalls erscheint es für die Zukunft geboten, daß man sich der Entstehung einer solchen Gewebeart wie des fibrillär-faserigen Bindegewebes, das im Tierreich schon von den Spongien, Nesseltieren und Würmern seinen Anfang nimmt, auf diesen niederen Stufen eher zuwendet als auf der höchsten, bei den Wirbeltieren. Sollten die vorliegenden Betrachtungen Veranlassung gegeben haben, ähnliche Strukturen auch bei den letzteren ausfindig zu machen, dann wäre die entscheidende Lösung einer brennenden Frage der Histologie gewiß nicht ferne.

Tafelerklärung.

- b Basalmembran
- bh vermutlicher Bildungsherd des Bindegewebes.
- bg Bindegewebe
- ch Fibrochondren
- ch' Fibrochondren in Umbildung begriffen
- c Endothel
- h Hypodermis
- k, k', k'' Kern
- m Muskeln
- n Nukleolus
- v Vakuole.

Tafel XIII.

- Fig. 1 *Chaetopterus variopedatus*, Rückenansicht, nat. Gr.
- Fig. 2 Fasernetz der Basalmembran mit Fibrochondren; darunter diagonale Muskelfasern des Hautmuskelschlauches (nach einer Mikrophotographie schematisiert).
- Fig. 3—8 Bindegewebszellen (inaktive). Vergr. 600.
- Fig. 9 Paratangentialschnitt durch einen Neuropodiumscheiden. Vergr. 200.

Tafel XIV.

- Fig. 10 Fibrochondren in der Bildung einer Bindegewebsfibrille begriffen. Vergr. 600.
- Fig. 11 Fibrochondren, im Fasernetz der Basalmembran. Vergr. 600.
- Fig. 12 Lokale Vermehrung von Fibrochondren in Ketten als Vorstufe der Bandbildung. Vergr. 600.
- Fig. 13 Nukleäre Fibrochondren (schwarz) neben plasmatischen (licht). Vergr. 600.
- Fig. 14 Doppelreihen von Fibrochondren als Vorstufe der Faserbildung. Vergr. 600.
- Fig. 15 Haufen vielgestaltiger Fibrochondren. Vergr. 600.
- Fig. 16 Fibrochondrenreihen in Faserbildung. Vergr. 600.
- Fig. 17 Alternde Bindegewebszelle unter Vakuolisierung und Emission von Fibrochondren. Vergr. 600.
- Fig. 18 Fibrochondrenreihe längs einer Muskelfaser. Vergr. 600.
- Fig. 19 Umbildung einer Bindegewebsfibrille in ein Band durch lokale Anhäufung von Fibrochondren. Vergr. 600.
- Fig. 20 Beendete Emission von Fibrochondren in einer Bindegewebszelle. Vergr. 600.
- Fig. 21 Fibrochondrenreihen in Bandbildung. Vergr. 1000.
- Fig. 22 Fibrochondrenreihe in Umwandlung zu einer Bindegewebsfibrille. Vergr. 600.

- Fig. 23 Kern einer Bindegewebszelle am Beginn der Emission von nukleären Fibrochondren. Vergr. 1000.
- Fig. 24 Zwei Bindegewebszellen in verschiedenen Stadien der Abstoßung körniger Derivate. a) aus Kern und Plasma, b) nur aus Plasma. Vergr. 600.
- Fig. 25 Fibrochondren in Teilung. Vergr. 1000.
- Fig. 26 Regeneration einer Bindegewebszelle (?) Vergr. 600.
- Fig. 27 Fasernetz der Basalmembran mit Fibrochondren. Vergr. 600.
- Fig. 28 Fibrochondrenzüge unter dem Einflusse von Muskelfasern; links unten junge Bindegewebszelle. Vergr. 600.
- Fig. 29 Vielgestaltige Fibrochondren. Vergr. 1000.
- Fig. 30 Fibrochondren entlang der Fibrille wandernd. Vergr. 600.
- Fig. 31 Fibrochondrenzüge in den Wandungen von Lymphkanälen. Vergr. 600.
- Fig. 32 Die größten Fibrochondren. Vergr. 1000.
- Fig. 33 Die Fibrillenbildung (rechts, blasse Fäden) nahezu vollendet. Vergr. 600.

Literaturverzeichnis.

- 1894 Altman, R., Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig.
- 1897 Benda, C., Neuere Mitteilungen über die Histogenese des Säugertierspermatozoon. Verh. Phys. Ges. Berlin.
- 1898 Derselbe, Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertrebraten. 2. Die Histogenese der Spermien. Ebenda.
- 1899 Derselbe, 1. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Ebenda.
- 1899 Derselbe, 2. Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen, nebst kritischen Bemerkungen. Ebenda.
- 1901 Derselbe, Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. Anat. Ges. Bonn.
- 1903 Derselbe, 1. Die Mitochondria. Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 12.
- 1903 Derselbe, 2. Die Mitochondria des Nierenepithels. Verh. anat. Ges. Heidelberg.
- 1906 Derselbe, 1. Die Spermiogenese der Monotremen. Semons. Zool. Forschungsreisen in Australien. Fischer. Jena.
- 1906 Derselbe, Die Spermiogenese der Marsupialier. Ebenda.
- 1898 Bonin, M. et P., Sur la présence de formations ergatoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa (Forb.). Bibliogr. anat. Tom. 6.
- 1884 Brunn, A. von, Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihre Entwicklung bei Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

- 1890 Cerfontaine, P., Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. Arch. de Biologie. Tom. 10, p. 327.
- 1892 Cuénot, L., Etudes physiologiques sur les Gasteropodes Pulmonés. Arch. de Biologie. Tom. 12, p. 683.
- 1906 Duesberg, J., Contribution à l'étude de phénomènes histologiques de la metamorphose chez Amphibiens Anoures. Arch. de Biologie. Tom. 22.
- 1907 Derselbe, Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.
- 1908 Derselbe, 1. Sur l'existence de mitochondries dans l'oeuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anz. Bd. 32.
- 1908 Derselbe, 2. Le spermiogenese chez le Rat. Arch. f. Zellf. Bd. 2.
- 1908 Derselbe, 3. Le spermiogenese chez le Rat. Dissert. inaug. Leipzig.
- 1909 Derselbe, Ueber Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. Verh. anat. Ges. Gießen.
- 1910 Derselbe, 1. Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anz. Bd. 35 (siehe auch Verh. anat. Ges. Brüssel. Demonstrationen).
- 1910 Derselbe, 2. Note sur le disque, accessoire (strie N) de la fibre musculaire striée des Insectes. Bull. Scient. de la France et de la Belgique. Tom. 44.
- 1910 Derselbe, 3. Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genese de myofibrilles avec quelques observations sur le development des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellf. Bd. 4.
- 1910 Derselbe, 4. Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Arch. f. Zellf. Bd. 4.
- 1912 Derselbe, Plastosomen, „Apparato reticolare interno“ u. Chromidialapparat. Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 20, S. 567—916.
- 1897 Ebner, V. von, Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Z. w. Zool. Bd. LXII, S. 469—526, Taf. XXIV—XXVI.
- 1891 Flemming, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Int. Beitr. wiss. Med. Festschrift f. R. Virchow. Bd. 1, Taf. IX.
- 1897 Derselbe, Ueber die Entwicklung der kollagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt. S. 71, Taf. V und VI.
- 1897 Derselbe, Morphologie der Zelle. Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch. Merkel und Bonnet. Kap. VIII. S. 263—264.
- 1904 Goldschmidt, R., 1. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Biol. Zentralbl. Bd. 24.

- 1904 Derselbe, 2. Der Chromidialapparat. Histologische Untersuchungen an Nematoden 2. Zool. Jhb. Abt. Ontog. Bd. 21.
- 1909 Derselbe, Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris*, nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat 3. Metazoenzelle. Arch. f. Zellf. Bd. 4.
- 1910 Derselbe, 1. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*. Ein Versuch in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. Festschr. f. R. Hertwig. Fischer Jena.
- 1910 Derselbe, 2. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. 1. Akzessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf. Bd. 6.
- 1907 Derselbe und Popoff, M., Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 8.
- 1899 Hansen, Fr. C. C., Ueber die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. S. 417—438.
- 1884 Hertwig, O., Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena.
- 1903 Hertwig, R., Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzber. Morph. Phys. Ges. München.
- 1909 Joseph, H., Die Amöbocyten von *Lumbricus*. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der zellulären Zentren. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 18.
- 1906 Koltzoff, N. K., Studien über die Gestalt der Zelle. 1. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden, als Einleitung in das Problem der Zellgestalt. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67.
- 1886 La Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27.
- 1895 Merkel, F., Zur Histogenese des Bindegewebes. Verh. anat. Ges. Basel. S. 41.
- 1907 Meves, Fr., 2. Ueber Mitochondrien, bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. 31.
- 1910 Derselbe, 1. Ueber Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75.
- 1906 Popoff, M., Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (Mitochondria usw.) der Geschlechtszellen. Anat. Anz. Bd. 29.
- 1907 Derselbe, Eibildung von *Paludina viripara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Anhang: Zu der Frage nach den Spermatozoendimorphismus bei *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.
- 1894 Reinke, F., Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII, S. 381.
- 1902 Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer. Jena.

- 1839 Schwann, Th., Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin. Sandersche Buchhandlung.
- 1884 Straßburger, E., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung.
- 1905 Derselbe, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im Organismenreich. Jena.
- 1908 Derselbe, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. LV.
- 1913 Trojan, E., Ueber Hautdrüsen des Chaetopterus variopedatus Clap. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Bd. CXXII.
- 1896 Weigert, C., Neue Fragestellung zur pathologischen Anatomie. Deutsche med. Wochenschrift. Nr. 40.
- 1891 Zoja, L. und R., Intorno ai plastiduli fuscifili (bioplasti dell' Altmann). Mem. del R. Inst. Lomb. d. science et lettere. Vol. 16.
- 1891 Dieselben, Ueber die fuchsinophilen Plastidulen. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. f. 1891, p. 335—351.

JUL 8 1920

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und W. von Waldeyer-Hartz
in Berlin

Dreihundneunzigster Band

Viertes Heft

Mit 16 Tafeln und 33 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen
1920

Ausgegeben am 20. März 1920.

- 1839 Sch w a n n, Th., Mikroskopische Untersuchungen über die Ueber-
einstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und
Pflanzen. Berlin. Sandersche Buchhandlung.
- 1884 Straßburger, E., Neue Untersuchungen über den Befruch-
tungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie
der Zeugung.
- 1905 D e r s e l b e, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im Organis-
menreich. Jena.
- 1908 D e r s e l b e, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungs-
träger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. LV.
- 1913 Trojan, E., Ueber Hautdrüsen des Chaetopterus variopedatus
Clap. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Bd. CXXII.
- 1896 Weigert, C., Neue Fragestellung zur pathologischen Anatomie.
Deutsche med. Wochenschrift. Nr. 40.
- 1891 Z o j a, L. und R., Intorno ai plastiduli fuscifili (bioplasti dell'
Altmann). Mem. del R. Inst. Lomb. d. science et lettere. Vol. 16.
- 1891 D i e s e l b e n, Ueber die fuchsinophilen Plastidulen. Arch. Anat.
Phys. Anat. Abt. f. 1891, p. 335—351.

JUL 8 1920

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und W. von Waldeyer-Hartz
in Berlin

Dreiundneunzigster Band

Viertes Heft

Mit 16 Tafeln und 33 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen
1920

Ausgegeben am 20. März 1920.

Inhalt.

Abteilung I.

Ueber eigenartige Erscheinungen am Peritoneal-Pigment bei Knochenfischen.

Seite

Von E. Ballowitz in Münster i. W. 375

Hierzu Tafel XV—XVII und 10 Textfiguren.

Ueber die Farbzellenvereinigungen bei *Serranus*.

Von E. Ballowitz in Münster i. W. 404

Hierzu Tafel XVIII und 7 Textfiguren.

Ueber das Verhalten der verschiedenartigen Chromatophoren beim Farbenwechsel des Laubfrosches.

Von Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn 414

Hierzu Tafel XIX—XXI.

Mehrfaserige („polyine“) subepitheliale Muskelzellen bei Hydromedusen (*Carmarina*).

Von Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn (Zoolog.

Institut) 456

Hierzu Tafel XXIII.

Abteilung II.

Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolmes (*Proteus anguineus*).

I. Teil. Die Spermatocytogenese.

Von H. Stieve in Leipzig 141

Hierzu Tafel VI—XII und 16 Textfiguren.

Die Herren Mitarbeiter des „Archiv für mikroskopische Anatomie“ erhalten 60 Sonderabdrucke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

Ueber eigenartige Erscheinungen am Peritoneal- Pigment bei Knochenfischen.

Von

E. Ballowitz in Münster i. W.

Mit Tafel XV—XVII und 10 Textfiguren.

Inhaltsverzeichnis:

	Seite
I. Einleitung	375
II. Behandlung des Materials	378
III. Die Pigmentflecken im Peritoneum des Dorsches	379
IV. Die Pigmentflecken im Peritoneum des Plötzen	390
V. Die Untersuchung der Pigmentflecken des Plötzen im Schnitt- bilde	394
VI. Vorkommen der Pigmentflecken bei anderen Fischen	396
VII. Ueber die Bedeutung der Pigmentflecken	397
VIII. Tafelerklärung	400

I. Einleitung

Bei meinen Studien an den Pigmentzellen der Wirbeltiere ¹⁾ entdeckte ich im Peritoneum mancher Knochenfische zwischen den gewöhnlichen Melanophoren oft sehr ansehnliche, eigenartige

¹⁾ E. Ballowitz, Ueber chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 42, Nr. 7/8, 1912. Mit 15 mikrophotographischen Abbildungen auf 2 Tafeln. — Derselbe, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Textfiguren und 5 lithographischen Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV, Heft 3, 1913. — Derselbe, Ueber Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochen-

Pigmentflecken, welche aus Anhäufungen von kleinen Pigmentballen bestehen und welche mir im Hinblick auf die Lehre von den Pigmentzellen ein hohes Interesse zu beanspruchen scheinen. Obwohl sehr auffällig, sind diese Erscheinungen bisher doch völlig übersehen worden.

fischen. Mit einer lithogr. Tafel. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 82, Abt. 1, 1913. — Derselbe, Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische. (Nach Beobachtungen am lebenden Objekt.) Mit 8 Textfiguren. Biolog. Zentralblatt, Bd. 33, Nr. 5, 20. Mai 1913. — Derselbe, Zur Kenntnis der Pigmentzellen, mit Demonstration. Vortrag, gehalten auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Münster i. W. am 16. September 1912. Verhandlungen der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Münster i. W. — Derselbe, Ueber chromatische Organe, schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophorenvereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Mit Demonstration mikroskopischer Präparate und kinematographischer Vorführung der bei Oelimmersion aufgenommenen Körnchenströmung in den Chromatophoren. Mit 4 mikrophotographischen Abbildungen. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. auf der 27. Versammlung in Greifswald vom 10.—13. Mai 1913. — Derselbe, Ueber schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen bei Knochenfischen. Mit 29 mikrophotographischen Abbildungen. Anat. Anz., 44. Bd., Nr. 5, 1913. — Derselbe, Das Verhalten der Kerne bei der Pigmentströmung in den Erythrophoren von Knochenfischen. Mit 5 Textfiguren. Biol. Zentralblatt, Bd. XXXIII, Nr. 8, 1913. — Derselbe, Notiz über das Vorkommen alkoholbeständiger karminroter und braunroter Farbstoffe in der Haut von Knochenfischen. Hoppe-Seylers Zeitschr. für physiologische Chemie, herausg. von A. Kossel. Bd. 86, Heft 3, 1913. — Derselbe, Ueber die Erythrophoren in der Haut der Seearbe, *Mullus L.*, und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigments. Mit 2 Tafeln. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 83, Abt. 1, 1913. — Derselbe, Ueber schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 25 Figuren im Text und 5 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CVI, Heft 4, 1913. — Derselbe, Ueber die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophoren-Protoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Mit 6 Textfiguren und 6 Tafeln mit kinematographischen Mikrophotographien. Pflügers Archiv f. die gesamte Physiologie, Bd. 157, 1914. — Derselbe, Die chromatischen Organe, Melaniridosomen, in der Haut der Barsche (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 8 Figuren im Text und 3 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CX, Heft 1, 1914. — Derselbe, Zur

In einem auf der 27. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Greifswald im Mai 1913 gehaltenen Vortrage habe ich hierüber bereits kurz Mitteilung gemacht und in dem Bericht ¹⁾ über meinen Vortrag 4 Mikrophotogramme veröffentlicht.

Auch konnte ich zur Erläuterung meines Vortrages auf der Greifswalder Versammlung eine größere Anzahl bezüglicher mikroskopischer Präparate von mehreren Knochenfischen und bei verschiedenen Vergrößerungen demonstrieren ²⁾.

Inzwischen habe ich meine Untersuchungen auf sehr zahlreiche Knochenfische ausgedehnt und die Ergebnisse meiner Studien erheblich erweitert.

Da diesen Befunden im Hinblick auf die Zellenlehre eine allgemeinere Bedeutung zukommen dürfte, lasse ich in der vorliegenden Abhandlung die ausführliche Schilderung folgen. Es liegt mir in erster Linie daran, die Erscheinungsformen und Veränderungen am Peritonealpigment vorzuführen und durch gute Abbildungen ausreichend zu erläutern.

Kenntnis des feineren Baues des Chromatophoren-Protoplasmas. Mit 2 Tafeln. Archiv f. Zellforschung, XII. Bd., 4. Heft, 1914. — Derselbe, Vier Momentaufnahmen der intracellulären Pigmentströmungen in den Chromatophoren erwachsener Knochenfische. Mit 1 Tafel. Archiv f. Zellforschung, XII. Bd., 4. Heft, 1914. — Derselbe, Ueber die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridocyten und Melanophoren bei *Hemichromis bimaculatus* Gill. Vierter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 23 Figuren im Text und Tafel X—XII. Archiv f. Zellforschung, XIV. Bd., 2. Heft, 1915. — Derselbe, Zur Kenntnis der Gelbzellen, Xantophoren, in der Haut von *Blennius*. Mit einer Tafel. Archiv f. Zellforschung, XIV. Bd., 3. Heft, 1916. — Derselbe, Ueber die Vereinigungen der Rotzellen mit Guaninzellen in der Haut von *Mullus* und *Crenilabrus*. Mit einer Tafel. Archiv f. Zellforschung, XIV. Bd., 3. Heft, 1916.

¹⁾ E. Ballowitz, Ueber chromatistische Organe, schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophoren-Vereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Mit Demonstration mikroskopischer Präparate und kinematographischer Vorführung der bei Oelimmersion aufgenommenen Körnchenströmung in den Chromatophoren. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 27. Versammlung in Greifswald vom 10.—13. Mai 1913. Ergänzungsheft zum 44. Bande des Anatomischen Anzeigers. G. Fischer, Jena 1913.

²⁾ Vergleiche den Demonstrationsbericht ebendort Seite 196 (Fragmentation der Chromatophoren).

Der Gehalt des Peritoneaeums an Pigmentzellen, wenn wir hier von den Guaninzellen oder Iridocyten absehen, ist bekanntlich bei den einzelnen Gattungen und Arten der Knochenfische sehr verschieden. Bei manchen Teleostiern ist das Bauchfell fast oder ganz frei von Melanophoren. Bei vielen sind nur wenige Melanophoren darin, während bei anderen Knochenfischen das Bauchfell regelmäßig stark pigmentiert und daher dunkel oder fast schwarz erscheint. Hierauf werde ich weiter unten noch zurückkommen. Auch farbige Pigmentzellen, Erythrophoren und Xanthophoren, können im Peritoneum zur Beobachtung kommen, wie ich z. B. bei bestimmten Gobiiden¹⁾ feststellte. Außer schwarzen Pigmentzellen traf ich gelbe Farbzellen auch im Peritoneum von *Gasterosteus spinachia* L. und *Trachinus vipera* Cuv.²⁾ an.

Ich will nun in folgendem zunächst bei zwei Knochenfischen, einem Meer- und einem Süßwasserfisch, dem Dorsch (*Gadus morrhua* L.) und dem Plötz (*Leuciscus rutilus* L.) die Pigmentverhältnisse des Bauchfelles schildern, da ich von diesen Fischen ein besonders reiches Material zur Verfügung hatte. Daran sollen Befunde bei andern Knochenfischen angereiht werden.

II. Behandlung des Materials.

Für die Untersuchung wurden nur frisch gefangene Fische benutzt, die kurz vor der Konservierung getötet waren. Nach der Eröffnung der Bauchhöhle entfernte ich die Eingeweide bis auf die Schwimmblase, welche sitzen blieb, schnitt den Kopf und den Schwanz ab und legte das Rumpfstück in ein reichliches Quantum der Fixierungsflüssigkeit, so daß die letztere sogleich auf das Peritoneum einwirken konnte. Zur Fixierung benutzte ich teils Eisessig-Sublimat (5 Teile Eisessig auf 100 Teile konzentrierte Sublimat-

¹⁾ Vgl. E. Ballowitz, Ueber schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 25 Textfiguren und 5 Tafeln. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. CVI, 1913.

²⁾ Auch an den intermuskulären Gefäßen des Rumpfes findet sich bei Teleostiern bisweilen eine reiche Pigmentierung. So werden die Gefäße z. B. bei *Trachinus vipera* Cuv. nicht allein von bläulich und silberfarbenen glänzenden Iridocyten und Melanophoren begleitet, sondern auch von Gelbzellen.

lösung in Aqua dest.), teils in Aqua dest. konzentrierte Sublimatlösung, teils Alkohol von 70—90%.

Zur Herstellung der Flächenpräparate wurden Stücke des Peritoneums abpräpariert und ohne Färbung in Kanadabalsam flächhaft ausgebreitet. Um die Präparate durchsichtiger zu machen, entfernte ich zuvor oft das Guanin durch Behandlung mit verdünnten Säuren.

Zur Färbung der Schnittpräparate dienten Hämatoxylin und Eosin.

Die Meeresfische sammelte und konservierte ich auf Helgoland während mehrmaliger Aufenthalte an der dortigen biologischen Station in den Jahren 1911—1913. Die Flußfische stammen zum größten Teil aus dem Dortmund-Ems-Kanal und der Werse bei Münster i. W.

III. Die Pigmentflecken im Peritoneum des Dorsches.

Ich gehe bei meiner Schilderung von den Befunden an 20—40 cm langen Dorschen (*Gadus morrhua* L.) aus, wie sie bei Helgoland viel gefangen werden und dort leicht zu erhalten sind.

Das Peritoneum dieser Fische ist stark pigmentiert, doch ist der Grad der Pigmentierung individuell verschieden. Es sieht in den Alkoholpräparaten schiefergrau bis schwärzlich mit braunem Anflug aus, bisweilen ist es auch eigentümlich scheckig. Schon mit bloßem Auge erkennt man darin schwarze Pünktchen.

Die dunkle Pigmentierung befindet sich auf dem silberglänzenden Untergrunde einer kontinuierlichen Guaninschicht und erstreckt sich auch auf die Unterseite der Schwimmblase.

Untersucht man mit schwacher Lupenvergrößerung, so erhält man ein eigenartiges, im einzelnen auch sehr wechselndes Bild, wie es in den Figuren 1 und 2 der Tafel XV bei verschiedener Lupenvergrößerung zur Darstellung gebracht ist.

Figur 1 ist nach einem in Alkohol liegenden Präparat bei 8 facher Lupenvergrößerung gezeichnet und führt die Flächenansicht eines Stückes des Peritoneums von einem 30 cm langen Dorsch vor Augen. Man erkennt kleine, mittelgroße und ganz große dunkle Punkte, die aber durch Uebergänge untereinander verbunden sind. Am zahlreichsten sind die kleinen Pünktchen. Sie liegen oft zu kleineren und größeren Gruppen vereint und sind horizontal im Peri-

tonaeum ausgebreitet. Zwischen diesen Gruppen befinden sich kleinere und größere pigmentfreie Räume, in denen der Silberglanz des Guanins zur Geltung kommt. Je dichter die kleinen Pünktchen zusammenrücken und je mehr die hellen Lücken zwischen ihnen schwinden, um so dunkler wird das Peritoneum, Figur 1 oben und links. Zwischen diesen kleinen Pünktchen sind größere und ganz große schwarze Flecken unregelmäßig ausgestreut. Ihre Zahl ist sehr verschieden. Figur 1 gibt den Durchschnittsbefund. Alle Pünktchen liegen im Peritoneum in ziemlich dem gleichen Niveau. Die größeren Pünktchen und dunklen Flecken werden in den hellen Lücken und zwischen den kleinen Pünktchen in gleicher Weise angetroffen; an den dunklen Stellen sind sie nicht selten von einem helleren Hofe umgeben. Die großen Flecken erscheinen meist von rundlicher Begrenzung, nicht selten aber auch ein wenig länglich und unregelmäßig.

Figur 2 zeigt ein Stück Peritoneum von einem anderen gleich-großen Dorsch bei etwas stärkerer, 16 facher Lupenvergrößerung. Die kleinen Pünktchen sind in diesem Präparat spärlich und mehr gruppenweise angeordnet, unten fehlen sie fast ganz. Dazwischen sind mittelgroße Punkte und besonders häufig sehr große schwarze Flecken verteilt, die letzteren sind auffallend unregelmäßig gestaltet.

Ganz die gleichen Erscheinungen stellte ich auch bei ganz großen Dorschen, sogenannten Kabeljaus, fest. Die Figuren 3 und 4 wurden unter 8 facher Lupenvergrößerung nach in Alkohol liegenden Präparaten gezeichnet, welche dem Peritoneum eines 0,75 m langen Dorsches entnommen waren; der Fisch war frisch gefangen von dem Expeditionsdampfer „Poseidon“ eingebracht und an die Biologische Station auf Helgoland abgeliefert worden. Man sieht kleine und mittelgroße schwarze Pünktchen sowie auffallend große, dunkle Pigmentflecken, welche in Figur 3 besonders zahlreich sind; in Figur 4 ist nur links oben ein besonders großer Flecken vorhanden. Die mittelgroßen Pigmentpünktchen zeigen zum Teil sehr deutlich in langen, verzweigten Ausläufern ausgebreitetes, schwärzliches und dunkelbraunes Pigment und offenbaren sich dadurch als Melanophoren. In Figur 4 ist die Pigmentierung besonders dicht und wird von einer hell ausgesparten Blutgefäßverzweigung, über der das Pigment fehlt, durchzogen.

Schließlich hatte ich auf Helgoland auch Gelegenheit, ganz kleine etwa 8—10 m lange Dorsche zu untersuchen. Auch sie zeigen

schon die Größendifferenzen der Pigmentkörper und insbesondere die ganz großen dunklen Flecken; ebenso sind die kleinen Pigmentpünktchen oft gruppenweise vereinigt.

Bei der Betrachtung dieser geschilderten Präparate mit der Lupe gewinnt man zunächst den Eindruck, als ob es sich in allen diesen dunklen Pünktchen und Flecken um verschieden große, schwarze Pigmentzellen, Melanophoren, handele, die als schwarze, dunkle Punkte erscheinen, weil das Pigment sich in den Zellen meist zentralwärts zusammengeballt hat. Diese Wahrscheinlichkeit wird für den Beobachter um so größer, als man mit der Lupe oft auch Melanophoren mit in den Fortsätzen ausgebreitetem, dunkelbraunem Pigment sieht; solche Stellen erhalten ein mehr bräunliches Aussehen, Figur 3 und 4. Für Melanophoren sind sie jedenfalls bis jetzt auch stets gehalten worden. Allerdings fällt dem sorgfältigen Beobachter schon bei Untersuchungen mit der Lupe auf, daß im Innern von manchen großen, schwarzen Flecken zahlreiche helle kleine Lücken zu erkennen sind.

Wenn man nun mikroskopisch untersucht, so ergibt sich schon bei schwacher Vergrößerung ein sehr überraschender, höchst bemerkenswerter Befund. Sehr viele der mittelgroßen vermeintlichen Farbzellen und fast alle großen dunklen Flecken sind gar keine Melanophoren, sondern Haufen von vielen ganz kleinen, zellenartigen Pigmentballen.

Ich will diese Pigmenthaufen zum Unterschiede von den einfachen gewöhnlichen Schwarzzellen des Peritoneums, den verschiedenen großen Melanophoren, einfach als Pigmentflecken bezeichnen. Die kleinen Melanophoren können als Mikromelanophoren noch besonders unterschieden werden.

Die Figuren 5—9 der Tafel XV, sowie die Textfiguren 1—9 illustrieren das eigentümliche Aussehen dieser Pigmentflecken bei verschiedenen Vergrößerungen.

Das Auffälligste und Merkwürdigste an ihnen, was sofort in die Augen fällt und für sie charakteristisch erscheint, ist ihre Zusammensetzung aus zahlreichen kleinen Pigmentballen. Daher sehen sie wie aufgelockert oder durchlöchert aus und werden oft mehr oder weniger durchsichtig. Vgl. die genannten Abbildungen. Von der regelmäßigen radiären Struktur, die sich in den eigentlichen Melanophoren der Haut vorfindet, ist bei ihnen nichts zu erkennen.

Was zunächst die Größe der Flecken anbetrifft, so ist sie sehr verschieden. Sie kann nur gering sein, so daß die Flecken kleiner, so groß oder nur wenig größer als die größeren Melanophoren der Nachbarschaft sind. Bei weitem häufiger werden sie aber sehr viel größer als diese angetroffen; ja sie nehmen oft im Vergleich mit den

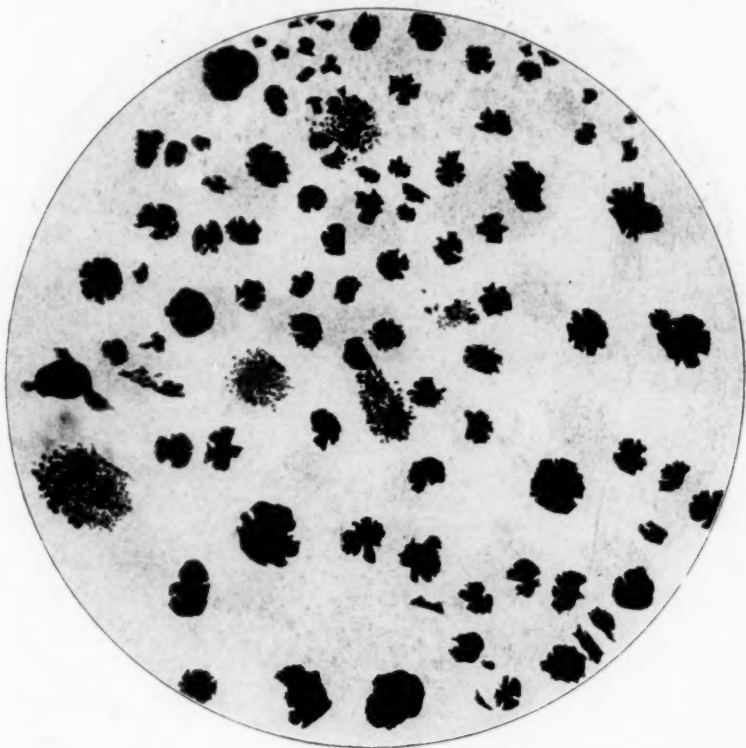


Textfigur 1.

Melanophoren geradezu riesenhafte Dimensionen an, so daß sie mit den Melanophoren gar nicht in Beziehung gebracht werden können.

In Textfigur 2 (Vergr. 80) besitzen die aufgelockerten Flecken etwa die Größe der umliegenden Melanophoren, deren Pigment zusammengeballt ist und jede Auflockerung vermissen läßt; nur links ist ein Flecken etwas größer. Textfigur 3 dagegen zeigt bei schwächer-

rer Vergrößerung (Vergr. 33) eine Stelle mit sehr vielen Flecken, deren Größe fast durchgehends diejenige der Melanophoren um das vielfache übertrifft. Das gleiche läßt die Textfigur 4 (Vergr. 60) erkennen, in der die riesigen Pigmentflecken zum Teil aneinander stoßen und ineinander überzugehen scheinen. Auch in Figur 6 der Tafel XV (Vergr. 33) haben die meisten Flecken im Vergleich mit den gewöhnlichen Chromatophoren riesenhafte Dimensionen und

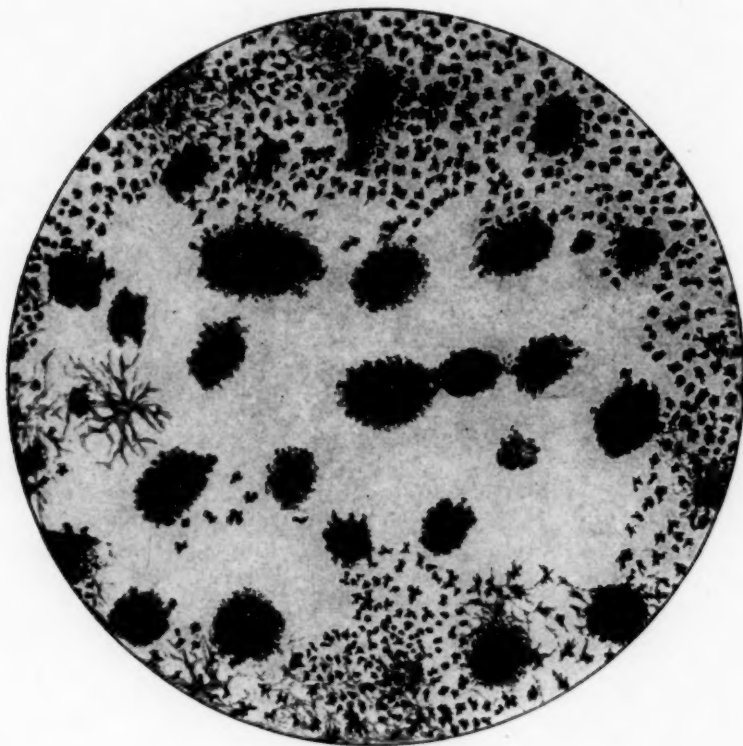


Textfigur 2.

übertreffen sie um das Vielfache. Alle die in den Lupenpräparaten der Fig. 1—4 der Tafel I geschilderten großen schwarzen Punkte sind keine Melanophoren sondern solche Pigmentflecken.

In Textfigur 1 habe ich verschieden große Flecken in dem gleichen Größenverhältnis (Vergr. 70) dargestellt und in der Figur 1 c mit einem gewöhnlichen, besonders großen echten Melanophor aus

dem Dorschperitoneum bei ganz derselben (70 facher) Vergrößerung in Vergleich gebracht; in diesem Melanophor hat sich das Pigment zusammengeballt. Man sieht, daß die Flecken eine solche Größe erreichen, wie sie bei den Melanophoren des Peritoneums niemals auch nur annähernd gefunden wird.



Textfigur 3.

Der Längsdurchmesser der größeren Flecken beträgt im Durchschnitt 0,6—0,8 mm, bei einzelnen sogar gegen 1 mm, der Querdurchmesser an der breitesten Stelle 0,2—0,4 mm. Die größten kreisrund erscheinenden Melanophoren mit zusammengeballtem Pigment haben dagegen nur ein Ausmaß von 0,09—0,17 mm.

Daß auch die Form der Pigmentflecken verschieden ist, wenn auch nicht in dem Maße, wie ihre Größenverhältnisse, haben uns die bei Lupenvergrößerung untersuchten Präparate (vgl. Fig. 1—4 der

Tafel XV) schon angedeutet. In erster Linie ist hervorzuheben, daß es sich in ihnen um abgeplattete Gebilde handelt, die mit ihrer Fläche parallel der Oberfläche des Peritoneaeums ausgebreitet sind. Das beweisen sofort senkrecht zur Oberfläche des Bauchfells ausgeführte Schnitte, wie Fig. 19 auf Tafel XVII einen solchen vorführt. Nur der mittlere Teil ist oft etwas verdickt und erscheint daher dunkler. Vgl. auch Textfigur 9. In einigen seltenen Fällen wurde jedoch umgekehrt eine Verdünnung des mittleren Teiles wahrgenommen, so daß der Fleck mehr ringförmig erschien. Die Begrenzung dieser



Textfigur 4.

platten Pigmentmassen war meist kreisrund oder nahezu kreisrund, häufig auch etwas länglich, oval oder elliptisch, seltener unregelmäßig.

Durch die größeren Flecken ziehen bisweilen Blutgefäße hindurch, in deren Verlauf in der dünnen Pigmentausbreitung die Pigmentballen fehlen; die Blutgefäße treten dann als verzweigte, helle Linien innerhalb der Flecken hervor, Figur 5 und 6 der Tafel XV und Textfigur 1 e. Die gleiche Erscheinung beobachtet man auch außerhalb der Pigmentflecken in dem Peritonealpigm., wie Figur 4 der Tafel XV erkennen läßt.

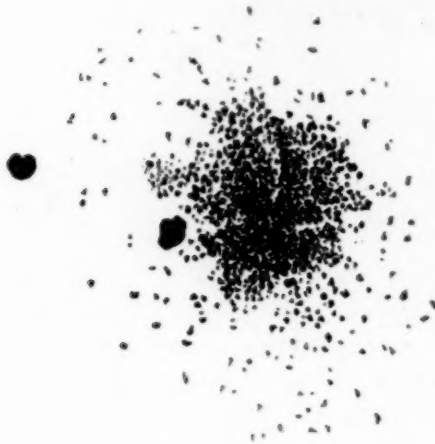
Die geschilderte lockere Anordnung der Pigmentballen und die Durchsichtigkeit der Pigmentflecken sind für den Dorsch sehr charakteristisch; sie werden besonders auffällig, wenn zahlreiche solche Flecken in einem Gesichtsfelde nebeneinander liegen, wie es in der Textfigur 3 dargestellt ist.

Sehr bemerkenswert ist, daß der Rand der Flecken meist nicht scharf abgegrenzt, sondern gewöhnlich aufgelockert erscheint, indem die Pigmentballen hier noch mehr auseinanderweichen. Das tritt in fast allen Figuren der Tafel XV und den Textfiguren 1—4 her-



Textfigur 5.

vor und wird besonders deutlich, wenn der mittlere Teil der Flecken dicker und undurchsichtig ist, wie in der Textfigur 9. Dabei rücken die Ballen oft so weit von dem Hauptfleck ab, daß der letztere wie von einem Schwarm kleiner, locker angeordneter Pigmentkörperchen umgeben erscheint. Die Textfiguren 5—8 zeigen diese sehr auffällige, merkwürdige Erscheinung. Es sieht aus, als ob von den Flecken eine Emanation kleiner, zellenartiger Pigmentkörper ausginge, als ob die Pigmentballen wie Schwärmer von der Pigmentzentrale in das umliegende Gewebe auswanderten.



Textfigur 6.

vor und wird besonders deutlich, wenn der mittlere Teil der Flecken dicker und undurchsichtig ist, wie in der Textfigur 9. Dabei rücken die Ballen oft so weit von dem Hauptfleck ab, daß der letztere wie von einem Schwarm kleiner, locker angeordneter Pigmentkörperchen umgeben erscheint. Die Textfiguren 5—8 zeigen diese sehr auffällige, merkwürdige Erscheinung. Es sieht aus, als ob von den Flecken eine Emanation kleiner, zellenartiger

einige Emanation kleiner, zellenartiger Pigmentkörper ausginge, als ob die Pigmentballen wie Schwärmer von der Pigmentzentrale in das umliegende Gewebe auswanderten. In Textfigur 5 finden sich in der Nachbarschaft des nur kleinen Pigmentflecks, der nicht größer ist als die Nachbarmelanophoren, nur wenige kleine Pigmentballen, die auch mehr in der Nähe des Fleckens bleiben. In der Textfigur 6 sind die isolierten Pigmentballen in der Peripherie der Flecken schon zahlreicher und weiter von den Flecken abgerückt. Noch mehr ist das der Fall in der Textfigur 7.



Textfigur 7.



Textfigur 8.

Eine bestimmte Anordnung lassen die isolierten Pigmentballen dabei gewöhnlich vermissen. In der Textfigur 8 wird dagegen eine bestimmtere Anordnung angedeutet. Man erkennt, daß die Pigmentballen in parallelen Zügen verlaufen; es sieht aus, als ob sie sich



Textfigur 9.

zwischen parallel nebeneinander befindlichen Bindegewebsbündeln eingelagert haben. Doch ist eine solche regelmäßige Anordnung nur sehr selten.

Wir müssen nunmehr die feinere Zusammensetzung der Pigment-

flecken und ihrer Pigmentballen bei stärkeren Vergrößerungen studieren. Dazu können uns schon die in Balsam eingeschlossenen Präparate von horizontal ausgebreiteten Bauchfellstücken dienen, welche wir bisher betrachtet haben. Wie oben schon angedeutet, ist in allen Pigmentflecken nicht die geringste Spur einer radiären Anordnung der Pigmentkörperchen, wie sie für die gewöhnlichen Melanophoren der Fischhaut so überaus charakteristisch ist, wahrzunehmen. Ebenso fehlt ein Sphärenfleck vollkommen, wie schon die Figuren 8 und 9 der Tafel XV und die sämtlichen Textfiguren, die bei mittelstarken und schwachen Vergrößerungen gezeichnet sind, erkennen lassen. Auch ausgesparte helle Kernflecke werden vermißt. Statt dessen findet man in den Flecken nur ganz regellos angeordnete Pigmentballen, die dicht nebeneinander liegen und nur durch schmale, helle, pigmentfreie, unregelmäßige Lücken und Spalten voneinander getrennt werden. Sind die Flecken nicht zu dick und zu dunkel, so lassen sich die Pigmentballen schon bei mittelstarken Vergrößerungen deutlich unterscheiden und voneinander abgrenzen, wie besonders die Figur 8 auf Tafel XV zeigt. Da die Pigmentflecken, wie oben betont, nur dünn sind, erscheinen ihre Pigmentballen in dünner Schicht im Präparat horizontal, d. h. parallel der freien Oberfläche des Peritoneums ausgebreitet, so daß die Flecken durchsichtig und wie durchlöchert aussehen. Nicht selten sind sie im mittleren Teil der Flecken aber auch dichter und in mehreren Lagen angehäuft. Alsdann ist die Mitte der Flecken undurchsichtig und erscheint schwarz. Aber auch an diesen ist der Rand meist aufgelockert, so daß in der Peripherie die einzelnen Pigmentballen deutlich unterschieden werden können.

Man stellt schon bei schwachen Vergrößerungen fest, daß die Pigmentballen verschieden groß sind und eine unregelmäßige Form besitzen. Bisweilen sind sie so klein und fein, daß die Flecken wie zerstäubt, fast pulverförmig, aussehen.

Die Figur 17 und 18 der Tafel XVI und Figur 23 und 24 der Tafel XVII illustrieren die Zusammensetzung der Pigmentballen bei starker Immersionsvergrößerung an ungefärbten Flächenpräparaten. Ihre verschiedene Größe und Form treten hervor. Die Figuren 23 und 24 der Tafel XVII rühren von dünnen Stellen größerer Pigmentflecken her und zeigen die Pigmentballen in ihrer natürlichen gegenseitigen Zusammenlagerung; die verschieden großen Klumpen werden durch

helle Spalten voneinander getrennt. Durch gegenseitige Abplattung werden die Ballen oft vieleckig.

Für alle diese Pigmentballen ist charakteristisch, daß die Pigmentkörnchen zu verschiedenen großen Kugeln und Bläschen zusammengelagert sind; diese Kugeln und Bläschen setzen dann wieder die Ballen zusammen. Die größeren Ballen können sehr zahlreiche solche Pigmentkugeln enthalten. Dazwischen befinden sich aber in unregelmäßiger Anordnung auch noch isolierte Pigmentkörnchen, welche auch in die hellen Lücken zwischen den Ballen eindringen können. Diese Zusammensetzung haben auch die kleinen, von dem Hauptfleckten entfernter liegenden, aber zu diesem gehörigen Pigmentkörperchen.

Die verschiedenen großen Pigmentkugeln sind meist solide Anhäufungen von Pigmentkörnchen, nicht selten erscheinen sie aber auch bläschenförmig insofern, als die Pigmentkörnchen nur an ihrer freien Oberfläche vorhanden sind, im Innern dagegen fehlen. Die Figuren 17 und 18 der Tafel XVI erläutern die bläschenartige Beschaffenheit der sehr verschieden großen und etwas verschieden gestalteten Pigmentmassen. Nur in Figur 17 ist die linke, etwas längliche Pigmentmasse auch im Innern mit Pigmentkörnchen erfüllt, so daß sie dunkler als die benachbarten bläschenförmigen aussieht. An der Oberfläche der Pigmentbläschen ist die oberflächliche, dünne Lage der Pigmentkörnchen oft unterbrochen und lückenhaft.

IV. Die Pigmentflecken im Peritoneum des Plötzen.

Ebenso konstant, wie bei dem Dorsch, finden sich die Pigmentflecken im Peritoneum des Plötzen, *Leuciscus rutilus* L., vor. Ich habe weit über 100 dieser Süßwasserfische untersucht und bei keinem Fisch die Flecken vermißt. Alle untersuchten Plötzen, welche 9—21 cm, meist 15—20 cm, maßen, waren frisch gefangen und lebend, wurden unmittelbar vor der Untersuchung durch Dekapitation getötet und darauf untersucht, beziehungsweise nach den oben angegebenen Methoden konserviert.

Das Peritoneum ist auch bei diesem Fisch stets pigmentiert, wenn auch in verschiedenem Grade. Der bläulichweiße Silberglanz der dichten Guaninschicht wird durch verschieden zahlreiche Melanophoren gedämpft, so daß die Bauchwand innen hellgrau bis schwärzlich aussieht. Die Figuren 10—12 auf Tafel XVI stammen von drei

ziemlich gleichgroßen, 18—19 cm langen Fischen und lassen den verschieden starken Pigmentgehalt erkennen. Figur 10 zeigt den gewöhnlichen Befund der mittelstarken Pigmentierung. In Figur 11 ist das Peritoneum dunkler, in Figur 12 heller. Die schrägen, parallelen, hellen Linien in den Zeichnungen, die besonders in Figur 12 auffallen, entsprechen den Rippen.

An dem lebensfrisch untersuchten Bauchfell haben fast alle Melanophoren ihr Pigment in den Fortsätzen ausgebreitet. Die Melanophoren selbst erscheinen im allgemeinen ziemlich gleich groß, der Unterschied zwischen großen, mittelgroßen und ganz kleinen Melanophoren ist hier nicht so auffällig, wie beim Dorsch; bei letzterem befanden sich die Melanophoren an dem konservierten Material allerdings zum bei weitem größten Teil im Ballungszustande, wie ein Vergleich mit den Figuren 1—4 der Tafel XV erkennen läßt.

Noch auffälliger als beim Dorsch werden im Peritoneum des Plötzen nun die Pigmentflecken, die, wie oben schon betont, bei keinem einzigen Fisch vermißt wurden. Sie sind aber verschieden zahlreich vorhanden, und steht ihr Vorkommen im Verhältnis zu den gewöhnlichen Melanophoren; je dunkler das Peritoneum pigmentiert ist, um so zahlreicher sind gewöhnlich auch die Flecken. So sind sie z. B. in dem nur schwach pigmentierten Peritoneum der Figur 12 auf Tafel XVI weit spärlicher und auch kleiner als in Figur 10 und 11 derselben Tafel. Doch trifft das nicht immer zu. So sind die Flecken in Figur 10 zahlreicher als in Figur 11, obwohl in letzterer das Bauchfell dunkler pigmentiert ist. Auch können sie in einem mehr hellen Peritoneum zahlreich sein, obwohl letzteres s. lten ist.

Die Flecken gleichen im allgemeinen denjenigen des Dorsches, zeigen aber im einzelnen mancherlei Abweichungen.

Am lebensfrisch untersuchten Bauchfell vom soeben getöteten Fisch werden sie ganz außerordentlich auffällig, wenn man das Präparat mit schwacher, etwa 8 facher Lupenvergrößerung betrachtet, wie die Figuren 10—12 Tafel XVI am besten illustrieren. Sie erscheinen hier als scharf abgegrenzte, schwarze Flecken. Läßt man das Licht etwas seitlich auf das Präparat fallen, so stellt man fest, daß die Flecken ganz oberflächlich liegen und kleine, flache, mattglänzende Hervorragungen bilden. Es sieht aus, als wären Tröpfchen von mattschwarzem Lack über das Bauchfell hingespitzt. Sie finden sich an der inneren Oberfläche der Seitenwand der Bauchhöhle,

aber auch an der vom Peritoneum überzogenen Unterfläche der beiden Schwimmblasen. An der letzteren Stelle bilden sie meist Längsreihen. So wird auf der Unterfläche der hinteren Schwimmblase in der Mittellinie meist eine von mehreren Flecken gebildete Längsreihe beobachtet, während die Flecken an der Unterfläche der vorderen Schwimmblase mehr unregelmäßig zerstreut sind, bisweilen aber auch in Längsreihen sich anordnen; auch neben den Schwimmblasen findet sich jederseits bisweilen eine Längsreihe. Ebenso folgen die Flecken in ihrer Anordnung an der seitlichen Rumpfwand oft dem Verlaufe der Rippen. Figur 10—12 der Tafel XVI.

Daß die Flecken an dem lebensfrischen Präparat so scharf begrenzt und auffällig hervortreten, wird hauptsächlich dadurch hervorgerufen, daß die gewöhnlichen Melanophoren ihr Pigment in den Fortsätzen ausgebreitet haben, während sich in der Umgebung der Flecken niemals auch nur Andeutungen von Fortsätzen vorfinden. Dadurch unterscheiden sich in diesen Präparaten unter der Lupe alle Flecken sofort von den gewöhnlichen Melanophoren.

Wie bei dem Dorsch, ist ihre Größe sehr verschieden. Sie können nur klein sein, so daß sie die kleinen Melanophoren mit zusammengeballtem Pigment nicht übertreffen. Meist aber sind sie sehr viel größer als die gewöhnlichen in ihrer Nachbarschaft befindlichen Schwarzzellen und ebenso riesenhaft wie bei dem Dorsch. Das zeigen schon die Lupenvergrößerungen der Figur 10—12, ferner bei schwächerer mikroskopischer Vergrößerung die Figuren 13—15 der Tafel XVI.

Die größeren Flecken sind daher schon mit bloßem Auge sehr deutlich wahrzunehmen. Sie sind auch viel größer, als die größten Melanophoren mit ausgebreitetem Pigment in dem Bauchfell des Plötzen.

In der Textfigur 10 (s. n. S.) ist ein Fleck aus dem Peritoneum des Plötzen bei 102 facher Vergrößerung gezeichnet worden, es ließen sich aber noch größere Flecken auffinden.

Auch die Form der Flecken variiert und erhellt am besten aus den Figuren 10—15 der Tafel XVI.

Sie kann rundlich, oval oder elliptisch sein, wird meist aber etwas länglich gefunden. Die Ränder sind gewöhnlich unregelmäßig eingeschnitten und aufgelockert.

Auf einen Unterschied von den Dorschflecken muß ich besonders hinweisen, daß nämlich die Flecken beim Plötzen gewöhnlich nicht so aufgelockert und durchsichtig sind, wie beim Dorsch; sie erschei-

nen bei ersterem vielmehr meist schwarz und undurchsichtig. Allerdings werden Auflockerungen im ganzen Bereich des Fleckens auch bei Plötzen oft gefunden, wie Figur 13 der Tafel XVI zeigt.

Auch die Auflockerung der Ränder und die anscheinende Emanation der Pigmentballen in der Nachbarschaft habe ich beim Plötzen nicht so regelmäßig gefunden wie bei dem Dorsch. Zwar kommt auch beim Plötzen hier und da zur Beobachtung, daß Pigmentballen sich von den Hauptmassen getrennt haben und in einiger



Textfigur 10.

Entfernung von den Flecken herumliegen, wie z. B. in Figur 13 und 14 der Tafel XVI. Figur 14 führt einen länglichen, etwas unregelmäßig geformten Pigmentfleck bei etwa 60 facher Vergrößerung vor, dessen Rand in Pigmentballen aufgelöst erscheint. Eine Anzahl von Pigmentballen, die einzeln oder in Gruppen beisammen liegen, hat sich dabei weiter vom Rande entfernt. Diese Erscheinung traf ich aber, wie gesagt, beim Plötzen seltener und nicht so ausgesprochen und weitgehend wie beim Dorsch an. Auch ist der Rand der Flecken, wie die Figuren zeigen, meist ebenso dunkel und undurchsichtig wie ihr Inneres. Der Rand kann auch bisweilen so weit zerklüftet sein, daß größere schwarze Stücke davon ganz abgetrennt sind und in der Nähe des Fleckens isoliert liegen, wie in der Textfigur 10.

V. Die Untersuchung der Pigmentflecken des Plötzen im Schnittbilde.

Da die schwarzen Pigmentflecken bei dem Plötzen zu undurchsichtig waren, um an ihnen die innere Zusammensetzung im Flächenbilde in derselben Weise festzustellen, wie ich es oben für den Dorsch beschrieben habe, benutzte ich hierzu Serienschnitte, welche senkrecht zur Oberfläche des Bauchfells angefertigt wurden. Ihre Dicke betrug 5–10 μ . Das Material entnahm ich Stücken, welche lebensfrisch in Eisessig-Sublimatlösung, wie oben angegeben, fixiert waren; die mit destilliertem Wasser aufgeklebten Schnitte wurden mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt.

Figur 19 auf Tafel XVII stellt einen solchen Schnitt bei schwächerer, etwa 400facher Vergrößerung dar. Die abgeflachte braunschwarze Pigmentmasse ist parallel der Oberfläche des Peritoneums ausgebreitet und liegt oberflächlich in dem Bindegewebe des Bauchfells dicht unter dem Bauchfellepithel. Sie ist dabei der zusammenhängenden, darunter befindlichen Guaninschicht aufgelagert. Diese hat sich in diesem abgebildeten Schnitt infolge der Behandlung etwas davon abgehoben, so daß zwischen Pigment und Guaninschicht ein künstlicher Spaltraum entstanden ist.

Man erkennt nun an dem Schnitt die gleiche Struktur des Fleckens, wie beim Dorsch. Die ganze Pigmentmasse setzt sich aus sehr zahlreichen, verschieden großen Pigmentballen zusammen, welche durch schmale Spalten voneinander geschieden werden. Links sind vom Rande des Hauptfleckens ein Paar Pigmentbrocken abgelöst und isoliert; aber auch sie setzen sich aus Ballen zusammen. Zwischen diesen vorgeschobenen Pigmentmassen und dem Hauptfleckens nimmt man einen Gefäßquerschnitt wahr.

Die Figuren 20, 21 und 22 der Tafel XVII bringen 3 Schnittbilder bei stärkerer Vergrößerung. Fig. 20 ist ein bei 660 facher Vergrößerung (Zeiß, homogene Immersion 1,5, Komp.-Okular 4) gezeichnetes Gesichtsfeld. Die Figuren 21 und 22 wurden nach 5 μ dicken Schnitten bei ganz starker, etwa 2000 facher Immersionsvergrößerung (Zeiß, homogene Immersion 1,5, Komp.-Okular 12) dargestellt.

In allen diesen Figuren ist zunächst die Zusammensetzung des Fleckens aus sehr zahlreichen verschieden großen Pigmentballen höchst auffällig. Die Ballen selbst sind oft undeutlich voneinander getrennt, und scheinen hier und da ineinander überzugehen. Die sie trennenden hellen Lücken sind sehr unregelmäßig. Vor allem ist

auch hier keine Spur einer regelmäßigen radiären Anordnung aufzufinden.

Wie bei dem Dorsch, enthalten auch die Pigmentballen wieder kleinere Anhäufungen von Pigmentkörnchen, die rundlich oder länglich oder auch unregelmäßig sein können; sie sind auch wieder verschieden groß. In Figur 22 ist deutlich festzustellen, daß viele dieser Pigmentanhäufungen dadurch bläschenartig geworden sind, daß sich die Pigmentkörnchen an ihrer Oberfläche in einer Lage angehäuft haben, in dem hellen Inneren dagegen fehlen.

Außer diesen Pigmentanhäufungen sind zwischen ihnen aber auch zahlreiche isolierte Pigmentkörnchen ausgestreut, die sich in die hellen Lücken zwischen den Pigmentballen erstrecken können.

Diese Schnittpräparate geben nun auch wichtigen Aufschluß über das Verhalten der Kerne in den Pigmentflecken. Sehr überraschend wird dabei die Tatsache, daß die Flecken sehr reich an Kernen sind, wie die Figuren 20—22 am besten illustrieren.

Die Zellkerne sind aber nicht gleichmäßig verteilt. An manchen Stellen können sie mehr angehäuft sein, an anderen Stellen sind sie dagegen spärlicher. So waren in der großen Fläche der Figur 22 nur 2 Kerne nachweisbar. Auch ihre Lage mit Bezug auf die Pigmentballen ist verschieden und bietet nichts Charakteristisches. Sie können innerhalb der Pigmentballen, an deren Rande oder dazwischen liegen.

Größe und Form der Kerne sind verschieden. Außer großen Kernen wurden auch kleinere und ganz kleine beobachtet. Ihre Form ist meist rundlich, oval oder ellipsoid, hier und da auch etwas länglich. Durch die benachbarten Pigmentanhäufungen werden größere, in dem Pigmentballen eingeschlossene Kerne oft etwas unregelmäßig eingebeult, vgl. Figur 22. Die zu den Kernen gehörigen Zellterritorien ließen sich leider in diesen Schnittbildern nicht darstellen und abgrenzen.

Schließlich ergab die Untersuchung der Schnitte, daß die Flecken auch noch von zarten Bindegewebszügen und von Blutgefäßen durchzogen werden.

Aus allem geht mithin hervor, daß die Pigmentflecken keine Zellen, etwa riesige Schwarzzellen sind, als welche sie auf den ersten Blick bei schwacher Vergrößerung imponieren könnten. Vielmehr handelt es sich hier um Bildungen mit einem besonderen, eigen-

artigen, geweblichen Aufbau, der durch den Reichtum an Kernen und die vielfache Pigmentballung charakterisiert ist.

VI. Vorkommen der Pigmentflecken bei anderen Fischen.

Oben wurde schon von mir erwähnt, daß der Grad der Pigmentierung des Bauchfells und das Vorkommen der Pigmentflecken bei den Knochenfischen sehr verschieden ist.

Bei dem Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.) und der Goldorfe (*Idus melanotus* Heck) fehlen, wie ich fand, Melanophoren in dem Bauchfell ganz oder fast ganz, so daß der Silberglanz der Guaninzellschicht voll zur Geltung kommt. Sehr gering ist der Pigmentgehalt des Peritoneaeums bei *Scardinius erythrophthalmus* L., *Tinca vulgaris* Cuv., *Abramis brama* Cuv., *Alburnus lucidus* Heck., *Esox lucius* L., *Gobio fluviatilis* Flem., *Salmo fario* L., *Salmo salvelinus* L., *Salmo irideus* Gibb., *Coregonus fera* Jur. var., *Labrax lupus* Cuv.

In dem silberglänzenden Peritoneum finden sich nur vereinzelte in größeren Abständen liegende, mittelgroße oder kleinere Schwarzzellen von gewöhnlicher Struktur, die nur dorsalwärts etwas zahlreicher werden können. Bei allen diesen Fischen wurden Pigmentflecken im Peritoneum völlig vermißt.

Sehr stark pigmentiert dagegen fand ich das Bauchfell, außer, wie oben geschildert, bei dem Dorsch und Plötz, bei den Plattfischen, *Pleuronectidae*, und bei *Motella*, die ich auf Helgoland untersuchte. Nur bei diesen Fischen waren regelmäßig Pigmentflecken vorhanden, so daß ihr Vorkommen mit dem stärkeren Pigmentgehalt des Bauchfells im Zusammenhang zu stehen scheint.

Figur 16 auf Tafel XVI zeigt bei schwacher, 60 facher Vergrößerung ein Stück Bauchfell von einem Plattfisch, der Klische (*Limanda limanda* L.). Die sehr zahlreichen, im Kanadabalsampräparat bräunlichen Chromatophoren zeigen das Pigment in ihren Fortsätzen ausgebreitet. Von ihnen stechen scharf die verschiedenen großen Pigmentflecken ab, die ähnlich gelockert erscheinen, wie beim Dorsch. Die kleinen, regellos angeordneten Pigmentballen, welche sie zusammensetzen, sind ohne weiteres erkennbar.

Dieser Befund ist für den genannten Plattfisch sehr charakteristisch. Ähnliches traf ich bei anderen Plattfischen an.

Auch in dem stark pigmentierten Peritoneum von *Motella cimbria* Nilss. erkennt man schon mit bloßem Auge, besser noch mit

schwachen Lupen zwischen den gewöhnlichen Melanophoren große schwarze Pigmentmassen, welche unregelmäßig verteilt sind.

Sehr merkwürdig ist, wie verschieden sich das Peritonealpigment bisweilen bei nahe verwandten, gleichgroßen Knochenfischen, welche auch ziemlich die gleiche Lebensweise führen, ganz regelmäßig verhält. Das ist z. B. der Fall bei zwei Süßwasserfischen, dem Plötz (*Leuciscus rutilus* L.) und dem Rotaugen (*Scardinius erythrophthalmus* L.). Während beim Plötz, wie geschildert, das Peritoneum stark pigmentiert ist und stets Pigmentflecken aufweist, ist bei den Rotaugen das Peritoneum sehr pigmentarm und entbehrt der Pigmentflecken vollkommen; nur vereinzelte kleinere und mittelgroße Melanophoren von gewöhnlichem Aussehen finden sich darin. Man kann daher an diesem verschiedenen Aussehen des freigelegten Bauchfells sofort beide Fischarten sicher unterscheiden.

VII. Ueber die Bedeutung der Pigmentflecken.

Ich habe diesen Studien deswegen eine so große Ausdehnung gegeben, um die Bedeutung dieser merkwürdigen Pigmentflecken zu ergründen, ich muß aber offen eingestehen, daß ich darüber noch nicht ins klare gekommen bin.

Die eigenartige Zusammensetzung der Flecken aus zahlreichen Pigmentballen legt ja zunächst den Gedanken nahe, daß es sich um Zerfallerscheinungen, etwa um degenerierende oder abgestorbene, zerfallene Melanophoren handeln könnte.

In der Tat weiß ich von meinen Experimenten an den Pigmentzellen der lebensfrischen Hirnhaut von *Gobius*¹⁾ her, daß die Melanophoren bei mechanischer Lusultierung leicht in verschieden große, abgerundete Teilstücke und Kugeln zerfallen. Ich machte diese Beobachtung besonders, wenn ich die dünne Hirnhaut und die darin eingelagerten Chromatophoren mit Nadeln zerriß oder mit einer feinen Schere zerschnitt. An den Riß- und Schnittträgern waren alsdann nicht selten Melanophoren mit ausgebreitetem Pigment getroffen und zertrennt. An diesen Schnittträgern quoll nun das an Melaninkörnchen reiche Chromatophorenprotoplasma hervor und ballte sich zu Kugeln zusammen, die in der Zupfflüssigkeit

¹⁾ Vgl. E. Ballowitz, Ueber schwarzrote und sternförmige Farbkombination in der Haut von Gobiiden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. CVI, Heft 4, 1913.

herumlagen. Ich sah sogar Bewegungserscheinungen an diesen losgelösten Kugeln.

Aber auch in Präparaten der äußeren Haut habe ich einen wirklichen Zerfall von Melanophoren zweifellos hier und da feststellen können, z. B. in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv., die reich an typischen, von mir näher beschriebenen ¹⁾ Melaniridosomen ist. Der hier von Iridocyten umschlossene Melanophor zeigte sich hier einige Male in verschieden große, noch mit Pigment versehene Klumpen zerlegt. Die Klumpen sind bei diesem offenbaren Degenerationszerfall aber unregelmäßiger als in den Flecken des Peritoneums. Auch in der Haut anderer Fische, ja sogar von Fischlarven, z. B. von kleinen Steinbutten, habe ich ähnliches beobachtet. Besonders auffällig wurde dies in der Haut der im Sommer bei Helgoland gefangenen Exemplare von *Callionymus lyra* L.

Manche Bilder aus der Haut hatten große Ähnlichkeit mit den oben beschriebenen Bauchfellflecken, so daß ich glaube, die gleichen Bildungen, wie im Peritoneum, auch in der Haut vor mir gehabt zu haben. In der Haut, selbst in der mit Melanophoren reich versehenen, ist das Vorkommen der Flecken aber niemals so regelmäßig von mir beobachtet worden, wie im Peritoneum der oben genannten Fische, sondern wurde nur hier und da in seltenen Fällen angetroffen.

Aber selbst, wenn man zugeben wollte, daß die kleinen Flecken in Stücke zerfallene, abgestorbene, degenerierte, ursprüngliche Melanophoren gewesen sind, so ist diese Möglichkeit für die großen Flecken doch völlig ausgeschlossen. Denn diese sind viel zu groß, als daß es zerfallene Einzelmelanophoren sein könnten. Wie oben ausgeführt, übertreffen sie ja die Größe der zusammengeballten, größten, echten Melanophoren um das vielfache. Eine gewöhnliche Schwarzzelle kann keinesfalls bei ihrem Zerfall so viele Melaninkörnchen liefern, wie in den großen Flecken enthalten sind. Die Melanophoren sind aber niemals so eng zusammengelagert, daß angenommen werden könnte, daß die großen Flecken durch Verschmelzung mehrerer oder zahlreicher zerfallender Melanophoren gebildet worden seien. Auch mit den großen in den Fischlarven zuerst auftretenden Melanophoren können die sehr zahlreich und unregelmäßig verteilten Flecken nicht in Beziehung gebracht werden.

¹⁾ Vgl. E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. CIV, 1913.

Spricht schon die Größe der meisten Pigmentflecken gegen die Annahme, daß dieselben Degenerationserscheinungen, zerfallene Melanophoren sein können, so wird dieser Annahme auch durch den inneren Bau der Flecken der Boden entzogen.

Wie ich oben ausgeführt habe, fehlt den Flecken jede Andeutung einer radiären Struktur, die für die gewöhnlichen Melanophoren so charakteristisch ist; auch von einer Zellsphäre ist nichts zu erkennen. Während die Schwarzzellen gewöhnlich nur 2 Kerne besitzen, sind dagegen die Flecken reich an verschieden großen und verschieden gestalteten Kernen, die zum Teil in den Pigmentballen, zum Teil dazwischen liegen. Dieser Kernreichtum ist für die Flecken sehr bezeichnend. Wie ich oben nachgewiesen habe, werden die Flecken auch noch durchsetzt von feinen Bindegewebszügen und Blutgefäßen, beiden gehört ein Teil der Kerne an. Alle übrigen Kerne stehen aber in Beziehung zu den Pigmentballen.

Aus dieser Struktur folgt, daß die Pigmentflecken nicht den Charakter einer einfachen Zelle besitzen, vielmehr sind sie aus Geweben aufgebaute kern- und zellreiche Bildungen, die im Bindegewebe des Peritoneums dicht unter seinem Epithel lagern.

Die Abbildungen haben nun dargetan, daß sich von den Rändern der Pigmentflecken oft Pigmentballen abtrennen und in geringerer oder größerer Entfernung von den Flecken liegen. Auch die Ränder der Flecken sind meist aufgelockert. Diese abgesprengten kleinen Pigmentmassen liegen aber niemals in zum Fleck radiär gerichteten Reihen. Das müßte doch wohl der Fall sein, wenn diese isolierten Pigmenthäufchen etwa zerfallene Fortsätze von Melanophoren wären und die Flecken selbst ursprüngliche Melanophoren darstellten, was aber nur bei den kleinen Flecken angenommen werden könnte. Hervorzuheben ist auch, daß die kleinen isolierten Pigmenthäufchen auch eine ziemliche Gleichmäßigkeit in Größe und Struktur zeigen.

Ich habe oben schon betont, daß es so aussieht, als wenn von den Pigmentflecken eine Emanation von kleinen, zellenartigen Pigmentmassen ausginge, die gleich Schwärmern von der Zentralstelle des Flecks aus in das umliegende Bindegewebe auswandern. Ein Blick auf die Figur 13 und 14 der Tafel XVI und die Textfiguren 5—8 wird dieses Aussehen bestätigen.

Ich möchte, nach allem, die Vermutung aussprechen, daß die Pigmentflecken Brutstätten von Melanophoren sind, die als junge

Pigmentzellen in die Nachbarschaft auswandern, um sich dann im Bindegewebe festzusetzen und zu gewöhnlichen Melanophoren auszuwachsen. Die oft gruppenweise erfolgte Zusammenlagerung der Mikromelanophoren, auf welche ich bei meiner Schilderung des Peritoneums vom Dorsch hingewiesen habe, macht mir dies noch wahrscheinlicher.

Allerdings kann ich, außer dem Angeführten, keine weiteren Stützen für meine Annahme beibringen. Ich habe bis jetzt noch keine Kernteilungsfiguren in den Flecken gesehen. Kernteilungsfiguren kommen ja auch in den ausgebildeten Melanophoren der äußeren Haut erwachsener Fische niemals zur Beobachtung. In den Flecken könnte die Kern- und Zellvermehrung ja aber auch noch auf andere Weise vor sich gehen. Jedenfalls habe ich in den Flecken unter den zahlreichen Kernen hier und da auffällig kleine Kerne beobachtet.

Für meine Annahme würde auch die oben festgestellte Tatsache sprechen, daß die Flecken nur bei solchen Fischen vorkommen, die ein stark pigmentiertes Bauchfell haben, den Fischen mit nur wenigen Pigmentzellen im Peritoneum aber fehlen; ferner die Beobachtung, daß die Flecken nicht nur bei kleinen Fischen, sondern auch bei ganz großen, nahezu ausgewachsenen (Kabeljau) vorkommen. Die Flecken stehen demnach zu der Intensität der Pigmentierung in Beziehung.

Alle diese Erwägungen veranlaßten mich auch, als ich auf der Anatomenversammlung in Greifswald¹⁾ zum ersten Male diese Erscheinungen demonstrierte, von einer „Fragmentation“ der Pigmentmassen zu sprechen.

Ob und wie weit meine Vermutungen zutreffen, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Tafelerklärung.

Tafel XV.

Alle Figuren der Tafel beziehen sich auf das Peritoneum des Dorsches (*Gadus morrhua* L.).

Fig. 1. Stück des hell-schiefergrauen Peritoneums eines 30 cm langen Dorsches. Die Mikromelanophoren sind unten gruppenweise, oben dichter gelagert. Dazwischen unregelmäßig ausgestreut größere Melanophoren und schwarze Pigmentflecken. Alle Melano-

¹⁾ L. c.

phoren im Zustande der Pigmentballung. Frisch gefangen in 70%igem Alkohol konserviert. Nach dem in Alkohol liegenden Präparat bei schwacher (8 facher) Lupenvergrößerung unter auffallendem Licht gezeichnet.

- Fig. 2. Stück des hellen, auffällig scheckigen, schiefergrauen Peritoneums eines 26 cm langen Dorsches. Die Mikromelanophoren liegen gruppenweise zusammen. Zahlreiche große, unregelmäßig gestaltete Pigmentflecken. Etwas stärkere (16 fache) Lupenvergrößerung. Sonst wie bei Fig. 1.
- Fig. 3 und 4. Zwei Stücke aus dem schiefergrauen Peritoneum eines 0,75 m langen Dorsches (Kabeljau). Zahlreiche Mikromelanophoren, die in Fig. 4 dicht nebeneinander liegen. Dazwischen größere Melanophoren, zum Teil noch mit in den Fortsätzen ausgebreitetem Pigment. In Fig. 3 befinden sich außerdem noch zahlreiche größere Pigmentflecken von verschiedener Form. In Fig. 4 sind die Pigmentflecken spärlicher, links oben liegt ein besonders großer. In Fig. 4 markiert sich ein Gefäß als helle, verzweigte, schmale Linie. Von einem ganz frischen, bei Helgoland von dem Expeditionsdampfer „Poseidon“ gefangenen Kabeljau. Konservierung in 70%igem Alkohol. Das in Alkohol liegende Peritoneum wurde bei schwächerer (8 facher) Lupenvergrößerung bei auffallendem Licht gezeichnet.
- Fig. 5. Sehr großer, langgestreckter Pigmentfleck mit hell gebliebenen Blutgefäßen darin. Aus dem merkwürdig hellen Peritoneum eines gegen 30 cm langen Dorsches. Leitz Obj. 3, Okul. 3, Tubus ganz ausgezogen, Vergr. 102.
- Fig. 6—9. Nach in Kanadabalsam eingeschlossenen, flächenhaft ausgebreiteten, ungefärbten Präparaten vom Peritoneum.
- Fig. 6. Uebersichtsbild eines Stückes des helleren Peritoneums eines etwa 30 cm langen Dorsches. Zahlreiche verschieden große und verschieden gestaltete, aus mehr locker angeordneten Pigmentballen bestehende Pigmentflecken; in ihrer Nähe gruppenweise zusammengelagerte Mikromelanophoren, außerdem zahlreiche größere Melanophoren mit zusammengeballtem Pigment. In einigen Pigmentflecken Blutgefäße als helle Linien. Eisessig-Sublimat. Leitz Obj. 2, Okul. 1, Vergr. 33.
- Fig. 7. Ein dünner Pigmentfleck mit locker angeordneten Pigmentballen. Aus dem grauen Peritoneum eines 40 cm langen, in Alkohol konservierten Dorsches. Leitz Obj. 3, Okul. 1, Vergr. 60.
- Fig. 8. Stücke eines größeren, dünnen, kreisrunden Pigmentflecks mit locker angeordneten Pigmentballen. Aus dem großen Peritoneum eines 35 cm langen, in Alkohol konservierten Dorsches. Leitz Obj. 7, Okul. 1, Vergr. 335.
- Fig. 9. Zwei kreisrunde Pigmentflecken zwischen kleineren und größeren Melanophoren. Aus dem hellgrauen, mit Eisessig-Sublimat fixierten Peritoneum eines gegen 30 cm langen Dorsches. Leitz Obj. 3, Okul. 3, Vergr. 80.

Tafel XVI.

- Fig. 10—12. Diese 3 Zeichnungen stellen Ansichten des Bauchfells an der Seitenwand der Bauchhöhle von 3 18—19 cm langen Exemplaren des Plötzen (*Leuciscus rutilus* L.) dar. Die den frisch getöteten Fischen entnommene Seitenwand wurde lebensfrisch in physiologischer Kochsalzlösung mit der Bauchfellseite nach oben horizontal ausgebreitet und bei 8 facher Lupenvergrößerung sofort gezeichnet. Von den Melanophoren, deren Pigment in den Fortsätzen ausgebreitet ist, heben sich die sehr dunklen Pigmentflecken außerordentlich scharf und auffällig ab; sie werden dadurch sofort kenntlich, daß von ihnen niemals radiäre Fortsätze, wie bei den gewöhnlichen Melanophoren, ausgehen.
- In Fig. 10 ist das Peritoneum mittelstark, in Fig. 11 stärker und in Fig. 12 nur schwach pigmentiert. In Fig. 10 und 11, besonders in Fig. 10, sind die Pigmentflecken sehr zahlreich, in Fig. 12 dagegen nur spärlich. Ihre Größe und Form sind verschieden. Die hellen, parallelen, schrägen Streifen in den 3 Zeichnungen entsprechen den Rippen.
- Fig. 13—15. Drei Flächenbilder des Bauchfells von 3 verschiedenen Exemplaren des Plötzen (*Leuciscus rutilus* L.), bei der gleichen, etwa 60 fachen Vergrößerung nach in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten gezeichnet. Leitz Obj. 3, Okul. 1. Von den einfachen, mehr bräunlichen Melanophoren, in deren Fortsätzen sich das Pigment maximal ausgebreitet hat, heben sich die intensiv schwarzen, scharf abgegrenzten, fortsatzlosen, verschieden großen und verschieden gestalteten Pigmentflecken sehr auffällig ab. Die Flecken sind zum Teil wesentlich größer als die Melanophoren mit ausgebreitetem Pigment.
- In Fig. 13 ist der größte Teil der Flecken aufgelockert, ähnlich wie beim Dorsch, so daß man die einzelnen, die Flecken zusammensetzenden Pigmentballen schon unterscheiden kann. In der Nachbarschaft mehrerer Flecken sieht man völlig isolierte oder auch in kleinen Gruppen zusammenliegende, von dem Hauptfleck abgetrennte Pigmentballen.
- Fig. 14. stellt einen größeren, zwischen den Melanophoren liegenden und sie zum Teil überlagernden, länglichen Pigmentfleck dar, dessen unregelmäßige Ränder stark aufgelockert sind. Völlig isolierte Pigmentballen liegen zahlreich in der näheren und weiteren Umgebung des Fleckens.
- In Fig. 15 liegen zwischen den Melanophoren längliche, große Pigmentflecken mit stark eingekerbten und eingeschnittenen Rändern.
- Fig. 16. Ein Stück Peritoneum von dem Plattfisch Kliesche (*Limanda limanda* L.), mit zahlreichen bräunlichen Pigmentzellen und 3 zum Teil stark aufgelockerten Pigmentflecken; nach einem in Kanadabalsam eingeschlossenen, horizontal ausgebreiteten, ungefärbten Präparat. Vergr. wie in den Fig. 14—16.

Fig. 17—18. Verschieden große, bläschenförmige Pigmentballen vom Rande und aus der Nachbarschaft größerer Pigmentflecken vom Dorsch (*Gadus morrhua* L.), bei starker Immersionsvergrößerung (Zeiß, homog. Imm. 1,5, Komp.-Ok. Nr. 12). Die Pigmentkörnchen liegen in einfacher Schicht an der Oberfläche der Pigmentballen; nur in dem linken, ovalen Pigmentballen der Fig. 17 sind auch im Innern des Ballens Pigmentkörnchen enthalten, so daß er dunkler aussieht.

Tafel XVII.

Fig. 19—22. Schnittbilder von Pigmentflecken aus dem Peritoneum des Plötzen, *Leuciscus rutilus* L., Eisessig-Sublimat, Alkohol. Färbung mit Hämatoxylin und Eosin. Schnittdicke 5 μ .

Fig. 19. Uebersichtsbild bei schwächerer, etwa 350 facher Vergrößerung. Leitz Obj. 7, Okul. I, Tubus ganz ausgezogen. Schnitt durch einen Pigmentfleck senkrecht zur Oberfläche des Bauchfells. Der abgeplattete Pigmentfleck liegt dicht unter dem Epithel des Bauchfells. Man erkennt seine Zusammensetzung aus zahlreichen verschieden großen Pigmentballen. Links am Rande ein Gefäßdurchschnitt. Die unter dem Pigmentfleck gelegene Guaninschicht hat sich infolge der Behandlung etwas abgelöst, so daß ein breiter Spaltraum zwischen ihr und dem Pigmentfleck entstanden ist.

Fig. 20. Uebersichtsbild aus dem Innern eines Pigmentfleckes bei 660 facher Vergrößerung. Zeiß Apochr. homog. Imm. 1,5 mm, Komp.-Ok. Nr. 4. Sehr zahlreiche Zellkerne, die zum Teil in den Pigmentballen, zum Teil dazwischen liegen.

Fig. 21. Schnittbild aus dem Innern eines Pigmentfleckes bei starker, 2000 facher Immersionsvergrößerung. Zeiß Apochr. homog. Imm. 1,5 mm, Komp.-Ok. Nr. 12. Zahlreiche Zellkerne, zum Teil innerhalb der Pigmentballen, zum Teil dazwischen.

Fig. 22. Schnittbild aus dem Rande eines Pigmentfleckes bei der gleichen starken Immersionsvergrößerung wie in Fig. 21. Nur zwei Zellkerne sichtbar. Wie in Fig. 21 zwischen den Pigmentballen zahlreiche isolierte Pigmentkörnchen.

Fig. 23 und 24. Pigmentballen aus dem Innern und der Nachbarschaft von Pigmentflecken des Bauchfells vom Dorsch (*Gadus morrhua* L.), bei starker Immersionsvergrößerung gezeichnet. Zeiß Apochr. homog. Imm. 1,5 mm, Komp.-Ok. Nr. 12. Aus ungefärbten, in Kanadabalsam horizontal ausgebreiteten Präparaten vom Bauchfell.

Ueber die Farbzellenvereinigungen bei *Serranus*.

Von

E. Ballowitz in Münster i. W.

Hierzu Tafel XVIII und 7 Textfiguren.

Die von mir in der Haut von Knochenfischen aufgefundenen Vereinigungen von Iridocyten mit Schwarzzellen, welche ich als Melaniridosome oder bei typischer Ausbildung als chromatische Organe bezeichnet habe, zeigen eine große Mannigfaltigkeit, wofür meine früheren Mitteilungen ¹⁾ schon Beispiele geliefert haben.

¹⁾ E. Ballowitz, Ueber chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 42, Nr. 7/8, 1912. Mit 15 mikrophotographischen Abbildungen auf 2 Tafeln. — Derselbe, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Textfiguren und 5 lithographischen Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV, Heft 3, 1913. — Derselbe, Ueber chromatische Organe, schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophoren-Vereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Mit Demonstration mikroskopischer Präparate und kinemographischer Vorführung der bei Oelimmersion aufgenommenen Körnchenströmung in den Chromatophoren. Mit 4 mikrophotographischen Abbildungen. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. auf der 27. Versammlung in Greifswald vom 10.—13. Mai 1913. — Derselbe, Die chromatischen Organe, Melaniridosome, in der Haut der Barsche (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 8 Figuren im Text und 3 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CX, Heft 1, 1914. — Derselbe, Ueber die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridocyten und Melanophoren bei *Hemichromis bimaculatus* Gill. Vierter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 23 Figuren im Text und 3 Tafeln. Arch. f. Zellforsch., XIV. Bd., 2. Heft, 1915.

Eine besondere Form und eigenartige Regelmäßigkeit der Anordnung stellte ich bei *Serranus* fest. Von dieser im Mittelmeer vorkommenden, zu den Perciden gehörenden Teleostiergattung konnte ich gelegentlich eines mehrfachen Aufenthaltes am Mittelmeer, und zwar am Oceanographischen Museum in Monaco und besonders in der zoologischen Station in Neapel, drei Arten in zahlreichen Exemplaren untersuchen; diese waren *Serranus scriba* C. V., der „Schriftbarsch“, *Serranus cabrilla* L. und *Serranus hepatus* L. *Serranus hepatus* L. erhielt ich nur in Neapel, und habe ich diese Art weniger studiert, vielmehr nur zum Vergleiche herangezogen. Ich stellte bei *Serranus hepatus* in der Haut das Vorkommen von Melaniridosomen fest, die aber nichts Besonderes darboten. Die folgenden Mitteilungen betreffen daher hauptsächlich *Serranus scriba* und *Serranus cabrilla* L.

Die Hautstücke wurden zum Teil den frisch getöteten Tieren entnommen und horizontal ausgebreitet in physiologischer Kochsalzlösung untersucht, zum Teil benutzte ich in konzentrierter Sublimatlösung, in Eisessig-Sublimat und in Alkohol konserviertes Material. Formol ist zur Konservierung nicht geeignet, da es infolge seines Säuregehaltes das Guanin bald auflöst und dadurch zum Verschwinden bringt. Die von dem konservierten Material hergestellten Präparate wurden in Kanadabalsam eingeschlossen.

Die *Serranus*-arten, insbesondere *S. cabrilla* und *S. scriba*, sind sehr hübsch gefärbt. Der Körper ist rötlichgrau bis ziegelrot, auf dem Rücken dunkler und an den Rumpfseiten mit mehreren schwärzlichen Querbinden versehen. Bei *S. scriba* zeigt der Kopf besonders an den Wangen und den Kiefern auf braunrotem Grunde schön blaue oder violette, schwarzgesäumte, schmale Linien und Streifen, welche durch ihre unregelmäßigen Windungen etwas an Schriftzeichen erinnern. Bei *S. cabrilla* verlaufen die blauen und roten Streifen am Kopf mehr gerade und parallel. Auch die Flossen sind zum Teil mit rötlichen und blauen Flecken und Binden geziert. *Serranus hepatus* ist mehr eintönig, hellgrau bis braun gefärbt. Die Länge der ausgewachsenen Fische beträgt 15–20 cm, *S. hepatus* ist kleiner. Ich untersuchte von *Serranus cabrilla* und *scriba* 5–15 cm lange Exemplare.

Betrachtet man frische Hautstücke aus verschiedenen Körpergegenden unter dem Mikroskope bei schwachen Vergrößerungen, so stellt man das Vorhandensein von gelben, roten und schwarzen

Farbzellen fest, welche nichts Besonderes darbieten und verschieden verteilt sind.

Die Melanophoren liegen in den dunklen Streifen ziemlich dicht, so daß sie sich im ausgebreiteten Zustande des Pigmentes fast berühren. Sie bilden hier zierliche Sterne mit zahlreichen breiten, keilförmigen, mehr oder weniger verzweigten Strahlen. In der Mitte ist gewöhnlich die Sphäre als heller Fleck sehr deutlich. Mir fiel auf, daß häufig nur ein einziger Kern in ihnen nachweisbar wurde, während die Melanophoren der Knochenfische doch gewöhnlich zwei Kerne besitzen.

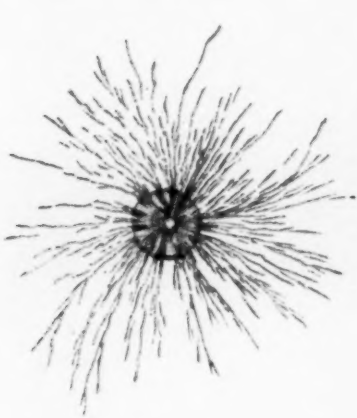
Außerdem sieht man in den frischen Präparaten viele Guaninkristalle, welche meist bläulich schimmern. Die Iridocyten oder Flitterzellen, in welchen die Kristalle liegen, sind als Zellen meist nicht deutlich abgrenzbar.

Außer diesen Einzelfarbzellen traf ich nun in der Serranushaut sehr zahlreiche Farbzellenvereinigungen an; man kann sagen, daß bei weitem die meisten Melanophoren bei diesen Fischen mit Iridocyten vereinigt sind. Man findet diese Farbzellenkombinationen sowohl am Kopf wie am Rumpf und auf der Rückenseite ebenso wie auf der Bauchseite, ganz besonders aber auf der Rückenseite. Ebenso gehören sie sowohl der tiefen Hautschicht an und liegen in dem nur unvollkommen ausgebildeten Argenteum; besonders aber finden sie sich auch ganz oberflächlich in der Lederhaut dicht unter den Schuppen. In dem dünnen Hautüberzuge an der Oberfläche der Schuppen kommen nur isolierte Farbzellen vor. Die Farbzellenkombinationen tragen mithin auch bei Serranus wesentlich zur Färbung und zum Farbwechsel der Haut bei, mehr noch als die isolierten Farbzellen.

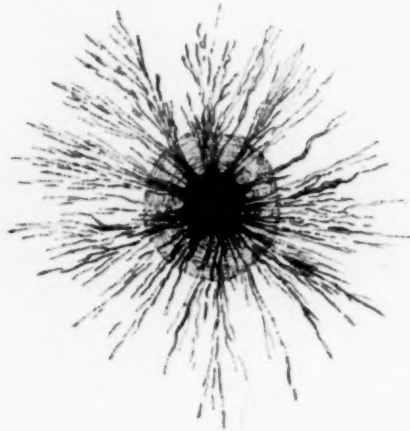
Die einfachsten Verhältnisse kommen an den Iridocytennetzen zur Beobachtung, wie sie besonders an den Rumpfseiten und in der Bauchhaut, aber auch auf dem Rücken, gefunden werden. Die an den kleinen, eingelagerten, kurzen Kristallen kenntlichen Iridocyten bilden nämlich hier ein lockeres, unregelmäßiges, flächenhaft ausgebreitetes Netz, welches in Abständen durch Anhäufung von Iridocyten hervorgerufene Verdickungen aufweist. Die Verdickungen sind meist von kreisförmiger, nicht selten aber auch etwas unregelmäßiger Begrenzung und lassen oft eine deutliche konzentrische Schichtung erkennen. Figur 6 und 7 der Tafel XVIII.

Mit diesen verdickten Stellen tritt nun je ein Melanophor in

Verbindung, indem er sich in dieselben mehr oder weniger einlagert; wie Schnittpräparate zeigen, ist er oft ringsherum von Iridocytenmasse umgeben, er kann aber auch nur in einer tieferen Mulde liegen. Von hier aus durchbrechen die Fortsätze die Iridocytenkapsel und werden sichtbar, wenn das Pigment in sie einströmt. In der unmittelbaren Nachbarschaft der meisten schwarzen Pigmentklumpen erkennt man die konzentrische Schichtung der Guaninkristalle. In den Figuren 6 und 7 der Tafel XVIII ist das Pigment in die Fortsätze gewandert und durchbricht die Iridocytenkapsel (Fig. 7), wenn die Schwarzzelle sich ihr tief eingelagert hat.



Textfigur 1.



Textfigur 2.

In den Figuren 6 und 7 sind die Vereinigungen der Iridocyten und Schwarzzellen noch durch Netzstränge der Iridocyten miteinander verbunden. Je dünner und unvollständiger diese Stränge werden, um so größere Selbständigkeit erlangen die Vereinigungen. In Figur 6 sind die verbindenden Stränge schon sehr spärlich geworden, in den Figuren 3 und 4 der Tafel XVIII sind sie ganz verschwunden, so daß wir hier völlig isolierte, größere, selbständige Farbzellenvereinigungen vor uns haben, die als Melaniridosome bezeichnet werden können. Ihre Form ist rundlich oder auch etwas länglich, oft nicht ganz regelmäßig; die Ränder sind abgerundet und von der Umgebung scharf abgesetzt. In der Mitte des Iridosoms, d. h. der vereinigten Iridocytenmasse, liegt eingeschlossen der Melanophor, welcher zahlreiche, feine, lange, verzweigte Fortsätze nach außen

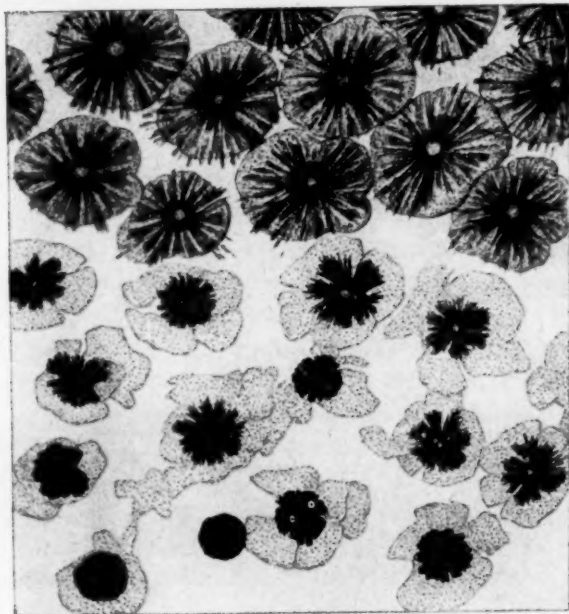
sendet, Figur 3 und 4 der Tafel. Derartige typische Melaniridosome wurden auch in der Bauchhaut häufig angetroffen und zeigen hier oft eine regelmäßige, kreisförmige Begrenzung des Iridosoms, wie die Textfigur 1 von *Serranus cabrilla* erkennen läßt. Auch bei *Serranus hepatus* ist diese Form allgemein verbreitet (Textfigur 2) und zeichnet sich hier durch besondere Größe aus. Das direkt über dem Melanophor gelegene Pigment zeigt meist einen bläulichen Glanz, Figur 3, 4 und 6 der Tafel.



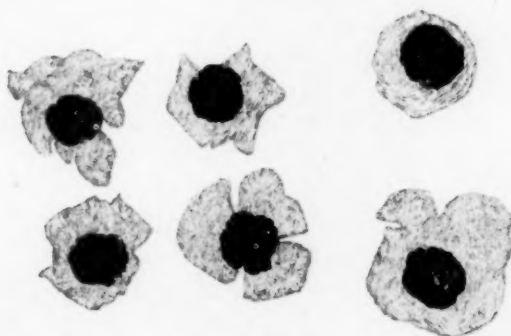
Textfigur 3.

Nur der Rückenseite gehören andere Melaniridosome an, welche in den Figuren 1 a und b, 2, 5 und 8 und in den Textfiguren 4—7 dargestellt sind. Sie liegen oberflächlicher und befinden sich gewöhnlich dicht unter den Schuppen. Vor allem zeichnen sie sich durch ihr zierliches Aussehen, ihre ziemlich regelmäßige Anordnung und dadurch aus, daß sie in einer Schicht parallel der Oberfläche angeordnet sind. Die in der Größe nur wenig verschiedenen Iridosome sind abgeflacht, mehr scheibenartig. Alle erscheinen völlig isoliert und scharf von der Umgebung abgesetzt. Nur einige Male sah ich, daß zwei zusammenstießen und miteinander verwachsen waren, wie Textfigur 3 zeigt. Nur selten kommt es vor, daß sich zwischen einzelnen unregelmäßige Brücken von Flitterzellen vorfinden, Fi-

gur 8 der Tafel. Auch isolierte Iridocyten kommen dazwischen zur Beobachtung. Der Rand der Iridosome ist abgerundet und häufig



Textfigur 4.



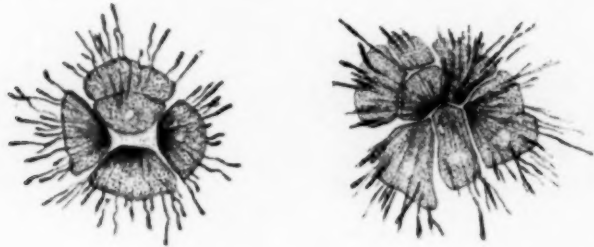
Textfigur 5.

eingekerbt, nicht selten auch tiefer eingeschnitten. Die Ränder zwischen den Einkerbungen erscheinen blumenblattartig abgerundet, Figur 1 a und b, 2, Textfigur 4 und 5.

In den ganz lebensfrisch in physiologischer Kochsalzlösung untersuchten Präparaten sehen die Iridosome bei auffallendem Licht hell silberglänzend aus, mit zerstreuten kleinen, grünen, bläulichen oder goldigen Reflexen; bei durchfallendem Licht sind sie dagegen mehr grau oder gelblich grau.

Aehnlich wie bei *Trachinus*¹⁾ sind die kurzen, stäbchenartigen Kristalle der äußersten Lage in den Iridosomen meist radiär nebeneinander gestellt, so daß der Rand bei stärkerer Einstellung fein gestrichelt aussieht.

Der Teil des Iridosoms, welcher zwischen zwei Randeinkerbungen liegt, entspricht ohne Zweifel je einem Iridocyten. Denn es läßt sich leicht nachweisen, daß die Iridosome durch Zusammenlagerung mehrerer Iridocyten entstanden sind. Mehrmals habe ich noch



Textfigur 6.

nicht völlig zusammengeschlossene Iridosome angetroffen, in welchen die einzelnen Flitterzellen noch isoliert lagen und deutlich voneinander geschieden waren. Textfigur 6 zeigt 2 derartige Melaniridosome, die sich aus 5—8 Iridocyten zusammensetzen; die Iridocyten berühren sich aber nur und sind noch nicht miteinander verschmolzen. In den meisten dieser Flitterzellen ließ sich ein heller Kernfleck deutlich erkennen. Es wurden bis 10 Iridocyten gezählt, die ein Iridosom aufbauen können. In der Textfigur 6 hat der zu jedem Iridosom gehörige Melanophor sein ganzes Pigment in die Fortsätze entsendet, so daß in der Mitte zwischen den Iridocyten von der Pigmentscheibe nichts mehr zu sehen ist.

¹⁾ E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Textfiguren und 5 lithographischen Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV, Heft 3, 1913.

In der Mitte eines jeden Iridosoms liegt nun ein Melanophor. Ist sein Pigment zentralwärts zusammengeballt, so erscheint er als annähernd kreisrunder, mehr oder weniger zentriert im Iridosom befindlicher Pigmentklumpen, Textfigur 5. Breitet sich das Pigment aus, so wandert es in zahlreiche, meist keilförmige wenig verzweigte Fortsätze hinein, so daß alsbald das Iridosom durch einen dunklen Pigmentstern fast ganz verdeckt wird. Die Zellsphäre wird dann gewöhnlich als zentraler heller Fleck sehr deutlich. Das Pigment kann nun auch fast ganz aus der Melanophorenscheibe ausströmen und sich in den peripherischen Enden der Fortsätze der Melanophoren sammeln. In diesem Falle wird das Iridosom wieder deutlich und ist rings umgeben von den Pigmentfortsätzen. Um die Sphäre herum bleibt dann gewöhnlich noch eine kleine Pigmentmasse zurück, so daß statt des hellen Sphärenfleckes ein dunkles Zentrum vorliegt, Figur 5 der Tafel XVIII. Es kann das Pigment aber auch ganz aus der Mitte verschwinden und nur in den Fortsatzenden angehäuft sein, vgl. das untere Melaniridosom in Figur 5 der Tafel. Das gleiche wird auch an den gewöhnlichen, isoliert liegenden Melanophoren von Serranus beobachtet.

Die Melanophoren einer größeren Hautstelle befinden sich meist in dem gleichen Stadium der Pigmentausbreitung beziehungsweise Ballung, Figur 1, 2, 5 und 8 der Tafel. Das Präparat der Textfigur 4 ist insofern abweichend, als es die Uebergänge von der Pigmentexpansion bis zum Ballungszustand des Melanophoren in benachbarten Melaniridosomen zeigt. Während die oberen Vereinigungen noch völlig ausgebreitetes Pigment ihrer Melanophoren besitzen, ist unten in der Zeichnung schon Ballung eingetreten, jedenfalls wohl unter dem Einfluß der fixierenden Reagentien.

Bei dem Studium der Präparate gewann ich den Eindruck, daß bei der Ballung nicht allein das Melanophorenpigment sich zentralwärts zurückzieht, sondern auch die Iridosome sich durch Ballung der Guaninkristalle verkleinern. Allerdings ist der Nachweis schwer zu führen, da keine Experimente am lebenden Objekt gemacht werden konnten, und die Größe der Iridosome wechselt. Ich habe aber bei andern Fischen (Gobiiden)¹⁾ nachgewiesen, daß auch die Iridocyten in einen Ballungszustand übergehen können. Mir erscheint

¹⁾ E. Ballowitz, Ueber schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI, Heft 4, 1913.

dies daher auch für die Melaniridosome von Serranus wahrscheinlich.

Wenn man die in Kanadabalsam befindlichen Flächenpräparate einstellt, so überzeugt man sich, daß die Melanophorenfortsätze hauptsächlich nur an der einen und zwar oberen Seite des flachen Iridosoms ausgebreitet liegen.

In Figur 1 a der Tafel XVIII sind die Melanophoren der Vereinigungen oberflächlich eingestellt und erscheinen mit fast allen ihren Fortsätzen scharf und deutlich. Die Iridosome liegen darunter. Bewegt man den Tubus weiter nach unten, so verschwinden die Melanophoren mehr und an ihrer Stelle werden nun die Iridosome sichtbar, wie Figur 1 b der Tafel illustriert. Nur in der Mitte der Iridosome bleibt



Textfigur 7.

noch die Melanophorenscheibe mit der Sphäre und den Basen der Fortsätze erhalten. Diese Teile lagern in einer Vertiefung der Iridosome; sie können aber auch, wie die Schnittpräparate lehrten, von Iridocytenmasse ganz umschlossen werden, so daß alsdann nur die Fortsätze sich außerhalb des Iridosoms an ihm flach ausbreiten.

Schließlich sei noch erwähnt, daß ich an den Fortsätzen der Melanophoren mancher Melaniridosome stellenweise eine eigentümliche Knickung beobachtete, so daß die Fortsätze dunkle regelmäßige Querstriche aufweisen, wie die Textfigur 7 an 6 Melaniridosomen zeigt. Diese Erscheinung wird jedenfalls wohl dadurch hervorgerufen, daß die Fortsätze auf kurze Strecken zwischen Bindegewebsbündeln nach oben oder nach unten durchtreten und sich dadurch umknicken. Auch an isoliert liegenden Melanophoren wurden diese Knickungen bisweilen gesehen.

An die Stelle des Melanophoren kann an kleineren Iridosomen auch eine Rotzelle treten, wie ich in sehr vereinzelt Fällen am frischen Präparat feststellte.

Tafelerklärung.

Alle Zeichnungen sind nach Hautpräparaten (Rückenhaut) von *Serranus cabrilla* L. und *Serranus scriba* L. angefertigt. Die ungefärbten Hautstücke wurden horizontal ausgebreitet in Kanadabalsam derart eingebettet, daß die Außenseite der Haut mit den Schuppen nach oben gerichtet war.

Fig. 1 a und Fig. 2 bei oberflächlicher Einstellung. Fast alle mit dem ausgebreiteten Pigment versehenen Fortsätze der Melanophoren sind scharf eingestellt; in der Mitte fast eines jeden Melanophors die Sphäre als heller Fleck sichtbar. Das Iridosom ist bei dieser Einstellung nicht so deutlich. Fig. 1 b. Dieselbe Stelle, wie Fig. 1 a, bei der gleichen Vergrößerung, aber bei etwas tieferer Einstellung gezeichnet. Die Fortsätze der Melanophoren sind nicht mehr deutlich; nur der mittlere Teil der Schwarzzellen erscheint noch scharf eingestellt. Dafür sind die Iridosome mit ihren eingekerbten Rändern jetzt in ganzer Ausdehnung zu überblicken. *Serranus cabrilla*. Sublimat-Eisessig. Leitz Obj. 7, Okul. 3.

Fig. 3 und 4. Zwei Melaniridosome aus der tieferen Hautschicht von *Serranus scriba*. Das Pigment ist bis in die äußersten Enden der Fortsätze der Schwarzzelle eingedrungen. 96% Alkohol. Leitz Obj. 7, Okul. 3.

Fig. 5. Fast das ganze Pigment der Melanophoren ist in die peripherischen Enden der Melanophoren gewandert. Nur in der Mitte des Iridosoms ist noch eine kleine Pigmentmasse zurückgeblieben, welche den Sphärenfleck verdeckt; in einem Iridosom am unteren Rande des Gesichtsfeldes ist auch dieser Pigmentrest ausgeströmt. *Serranus cabrilla*. Leitz Obj. 7, Okul. 3.

Fig. 6. Aus der tiefen Hautschicht von *Serranus cabrilla*. Die Melanophoren liegen in verdickten Stellen des Iridocytennetzes. Die über ihnen befindliche Iridocytenmasse schimmert bläulich. Eisessig-Sublimat. Leitz Obj. 7, Okul. 3.

Fig. 7. Aus der tieferen Hautschicht von *Serranus cabrilla*. Die Melanophoren liegen in rundlichen Verdickungen des Iridocytennetzes und dringen mit ihren Fortsätzen an verschiedenen Stellen durch die Iridocytenmasse hindurch. 70% Alkohol. Leitz Obj. 7, Okul. 3.

Fig. 8. Ähnlich wie Fig. 1 a und Fig. 2. *Serranus cabrilla*. Eisessig-Sublimat. Leitz Obj. 7, Okul. 3.

Ueber das Verhalten der verschiedenartigen Chromatophoren beim Farbenwechsel des Laubfrosches.

Von

Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn.

Hiczu Tafel XIX—XXII.

Einleitung.

In einer früheren Mitteilung ¹⁾ habe ich gezeigt, daß sogenannte Xantholeukophoren, Zellen die zugleich Lipochrom und Guanin umschließen sollen, in der Haut des Laubfrosches und auch anderer grüner Amphibien nicht vorkommen. Vielmehr erweisen sich die vermeintlichen Xantholeukophoren als Vereinigungen einer lipochromführenden Zelle (Lipophore, Xanthophore) mit einer guaninhaltigen (Guanophore, Leukophore). Daher habe ich vorgeschlagen, sie in Anlehnung an die Bezeichnungen für ähnliche Chromatophorenkombinationen bei Fischen Xantholeukosomen bzw. Lipoguanosomen zu benennen. Die Doppelzellnatur der scheinbaren Xantholeukophoren hat schon vor einer Reihe von Jahren Ficalbi ²⁾ richtig erkannt. Aber mit einer Ausnahme (van Rynberk ³⁾) erfuhr seine Darstellung in der späteren Literatur nicht die rechte Würdigung.

¹⁾ Ueber die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. I, 1919 s. hier ausführl. Literaturangaben.

²⁾ Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli anfib. Atti d. R. Acc. Peloritana in Messina. Anno XI. 1896.

³⁾ Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. Ergebn. d. Physiol. Bd. 5, 1906.

Ficalbis zunächst rein morphologische Richtigstellung der Xantholeukophorenfrage ist aber auch für die Erklärung der wechselnden Hautfärbungen aus dem Zusammenwirken der verschiedenen Chromatophoren wichtig. Nach Ehrmann¹⁾ und Biedermann²⁾ vollziehen sich nämlich beim Farbwechsel außer den bekannten Ballungs- und Expansionserscheinungen an den schwarzen Pigmentzellen, den Melanophoren, Veränderungen an den „Xantholeukophoren“, die eine bestimmte Anordnung des Guanins und Lipochroms in ihnen hervorrufen sollen. Solange man mit den beiden letztgenannten und früheren Forschern annahm, daß Guanin und Lipochrom in ein und derselben Zelle gemeinsam vorkommen, hatte die Vorstellung Biedermanns, das Lipochrom könne sich bei gewissen Zuständen der Hautfärbung unabhängig vom Guanin ballen, etwas ebenso Gezwungenes, wie die von Ehrmann, beiderlei Substanzen seien bald vermengt, bald säuberlich getrennt. Schon van Rynberk (a. a. O.) hat darauf hingewiesen, daß diese Schwierigkeiten durch die Feststellung Ficalbis beseitigt werden, und das gleiche habe ich in meiner eingangs genannten Arbeit betont. Wenn nun jetzt drei Arten von Farbzellen, Melanophoren, Lipophoren und Guanophoren, an der jeweiligen Hautfärbung beteiligt erscheinen, und somit gegenüber der Biedermann-Ehrmannschen Auffassung noch ein weiteres histologisches Element eingeführt werden mußte, so bedeutet das nach dem eben Gesagten keine Erschwerung, sondern eine Vereinfachung für die physiologische Deutung. Zugleich aber wird eine vollkommene Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Reptilien erzielt, was auch bereits van Rynberk erkannt hat: ebenfalls bei diesen sind Lipochrom und Guanin auf zweierlei Zellen verteilt.

Natürlich hat auch Ficalbi die Folgerungen aus seinem histologischen Befund für das Spiel der Chromatophoren gezogen. Aber van Rynberk hat nicht ganz Unrecht, wenn er von diesen Auseinandersetzungen des italienischen Forschers sagt, sie brächten nichts Neues mehr, außer daß Ficalbi statt von den Bewegungen der „gelben Fetttropfen“ Biedermanns von den Formveränderungen der Xanthophoren (Lipophoren) spricht, während seine violetten Chromatophoren (Guanophoren) die Rolle der Bieder-

¹⁾ Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbwechsel der Amphibien. Arch. f. Derm. und Syph. Bd. 24, 1892.

²⁾ Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Pflügers Arch. Bd. 51, 1892.

mannschen Interferenzkörnchen übernehmen. Eine wesentliche Tatsache ist aber Ficalbi entgangen, daß nämlich die Lipophoren beim Farbwechsel eine ganz erhebliche Ortsveränderung zeigen, die ohne Annahme ihrer amöboiden Beweglichkeit wohl kaum zu erklären ist. Diese Fähigkeit der Lipophoren läßt manche Beobachtungen von Biedermann und Ehrmann erst im rechten Licht erscheinen und vermittelt zwischen Widersprüchen der beiden Autoren.

So dürfte denn eine neue Darstellung des jeweiligen Zustandes der verschiedenartigen Chromatophoren beim Farbwechsel des Laubfrosches nicht ganz überflüssig sein. Besonderen Wert habe ich auf die Beigabe möglichst naturgetreuer und doch — durch sorgfältige Auswahl aus einer größeren Anzahl von Präparaten — übersichtlicher Abbildungen gelegt. Sieht man nämlich von der sehr schwer zugänglichen Darstellung Ficalbis ab, so bleiben von Schnittbildern nur die Ehrmanns übrig. Ohne die Verdienste Ehrmanns um die Aufklärung des Farbenwechsels beim Frosch zu verkennen, wird man doch den Schnittbildern nicht nachsagen können, sie gäben die Verhältnisse auch nur einigermaßen richtig wieder; trotzdem sind sie in die meisten zusammenfassenden Darstellungen, so auch in die neueste von Fuchs¹⁾ übergegangen. Auch die genannten Bilder bei Ficalbi, deren besonderer Wert darin beruht, daß sie Querschnitt und Flächenansicht stets zueinander in Beziehung setzen, sind nicht ganz fehlerfrei, gewähren keinen Aufschluß über die erwähnten Verlagerungen der Lipophoren und sind zudem etwas roh und schematisch ausgeführt. Die Flächenbilder bei Biedermann sind im allgemeinen zutreffend, bieten aber, insoweit die Präparate zur Beseitigung der Guanophoren mit Kalilauge behandelt wurden, kein naturgetreues Bild. Ein derartig eingreifendes Verfahren läßt sich aber umgehen. Daher habe ich neben Schnittbildern auch die Flächenansichten der wichtigsten Färbungszustände der Haut nach dem lebendfrischen Objekt dargestellt.

So wichtig und unentbehrlich die Flächenbilder — zusammen mit den Schnitten — für die Aufklärung der Farbwechselvorgänge sind, so werden sie doch, wenn es sich um eine Erläuterung

¹⁾ Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Handb. d. vergl. Physiol. herausg. v. Winterstein. III. Bd. 1. Hälfte. Zweiter Teil. Jena 1914.

der festgestellten Tatsachen handelt, wie in Lehrbüchern und Vorlesungen, gegenüber den Schnittbildern zurücktreten müssen. Es würde mir eine besondere Freude sein, wenn ich Fachgenossen, die bislang den Mangel geeigneter Abbildungen zum Farbenwechsel als Grundlage für den Unterricht empfunden haben, mit den dieser Abhandlung beigegebenen Tafeln einen Dienst erweisen könnte. Ist doch der Farbenwechsel ein Problem, das in gleicher Weise den Morphologen, den Physiologen und den Oekologen in Anspruch nimmt. Zur Einführung in diese Fragen steht als Objekt in erster Linie unter den Wirbeltieren der Laubfrosch: er zeigt einen Farbwechsel, der dem des Chamäleons an Umfang nur wenig nachsteht, ist aber viel leichter und billiger zu beschaffen, auch mühelos längere Zeit zu halten; die histologischen Bilder der verschiedenen Färbungszustände der Haut beim Laubfrosch sind aber viel eindrucksvoller als jene vom Chamäleon, wenn ich wenigstens nach den in der Literatur vorliegenden Abbildungen und der Betrachtung einiger Präparate urteilen darf.

Untersuchungsverfahren.

Die zur Untersuchung verwendeten Laubfrösche waren teils jünger und zwar etwa 2 cm groß, vermutlich im zweiten Lebensjahr, teils erwachsen etwa von doppelter Größe. Von den verschiedenen Färbungszuständen traten der hell- und dunkelgrüne, der graue bzw. bronzefarbige und gefleckte gelegentlich von selbst bei den Tieren auf. Dabei beobachtete ich in Uebereinstimmung mit W e r n e r ¹⁾, daß nur die älteren Tiere den grauen Zustand annahmen, die jungen dagegen unter den gebotenen Bedingungen nur verschiedene Abstufungen von Grün zeigten. Graue und ähnliche Laubfrösche bedurften immer längere Zeit, um zum grünen Zustand zurückzukehren, wie denn überhaupt diese Färbung gegenüber den verschiedenen Abstufungen von Grün und dem gelben Zustand, die in kurzer Zeit wechseln, viel stabiler erscheint. Dieser Umstand findet auch in dem Verhalten der Farbzellen beim grauen Zustand seine Erklärung (s. S. 449 u. 452). Den gelben (zitronengelben) Färbungszustand der Haut sah ich dagegen nicht spontan auftreten. Ich führte ihn gemäß den Angaben von B i e d e r m a n n und anderen Forschern herbei,

¹⁾ Ueber die Veränderung der Hautfarbe bei europäischen Batrachiern. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 43, 1893.

indem ich grüne Tiere erhöhter Temperatur aussetzte. Stets trat die Reaktion prompt ein, bei kleinen Tieren vielleicht etwas schneller als bei großen. Die grüne Farbe wird immer lichter und macht gleichzeitig einem gelblichen Ton Platz, bis schließlich ein Gelb zurückbleibt, das nur noch geringe Beimengung von Grün zeigt (Zitronengelb). In wenigen Minuten vollzieht sich dieser Farbenwechsel, wenn man das Versuchstier in einem Wärmeschrank bei 40—50° C unterbringt. Dabei ist aber zu beachten, daß die Laubfrösche, wenn nicht zeitig in normale Temperatur zurückversetzt, in Wärmestarre verfallen und schließlich zugrunde gehen. Bei starr gewordenen Tieren, die ich in kaltes Wasser brachte, um sie lebend zu erhalten, schien mir manchmal der Farbenumschlag in der Richtung nach Gelb zunächst noch weiter fortzuschreiten.

Ueber das Verhalten der Chromatophoren bei den verschiedenen Färbungszuständen der Haut kann man schon bei der Betrachtung des lebenden Tieres in auffallendem Licht unter schwächeren Mikroskopvergrößerungen allerlei Aufschlüsse erhalten. Es ist nur eine hinreichend starke Beleuchtung (am besten Liliputbogenlampe) nötig. Das Licht muß unter sehr spitzem Winkel auf die zu untersuchende Hautstelle auffallen, damit nicht der Schatten der Objektivfassung hinderlich wird. Den Frosch hält man am einfachsten mit der Hand und beobachtet die betreffende Stelle ohne Deckglas. Bei Anwendung von Leitz-Objektiv 2 und Okular 3 oder Zeiß-Apochromat 16 mm und Komp.-Okular 8 (Vergr. 125 : 1) sah ich so im grünen Zustand die Xantholeukosomen einzeln gleich Edelsteinen erstrahlen. Etwas störend wirken nur die Atembewegungen des Tieres. Statt des gewöhnlichen Mikroskopes kann man sich auch des binokularen Greenoughschen Instruments mit den stärkeren hierfür üblichen Objektivpaaren bedienen; bei dem beträchtlicheren freien Objektabstand hat man hier hinsichtlich des Winkels der Beleuchtung größere Freiheit. Dieses Verfahren habe ich erst gegen den Abschluß meiner Untersuchung und nur gelegentlich angewandt. Doch wollte ich es nicht verschweigen, da es mir weiterer Ausbildung fähig scheint und z. B. die Demonstration des Xantholeukosomenmosaiks im grünen Zustand in einfachster Weise ermöglicht, ohne das Versuchstier zu schädigen.

Hauptsächlich habe ich in durchfallendem Licht untersucht und zwar Flächenbilder der überlebenden Haut und Totalpräparate und Schnitte der fixierten.

Nimmt man die genannten jungen Laubfrösche (2 cm Länge), so lassen sich alle wesentlichen Verhältnisse am Flächenbild der überlebenden Haut leicht und sicher erkennen, wenn man für glatte Ausbreitung des Hautstückchens und kräftige Beleuchtung (Liliputbogenlampe von Leitz mit einer in den Strahlengang eingeschalteten Mattscheibe) Sorge trägt. Zum glatten Ausbreiten bringt man das dem geköpften Tier sofort entnommene Hautstückchen ohne Zusatz von Flüssigkeit auf ein Deckglas und drückt es mit der Epidermisseite leicht dagegen an. Vermöge seiner Klebrigkeit bleibt es haften und läßt sich mühelos ausglätten. Das so beschickte Deckglas wird einem Objektträger mit einem kleinen Tropfen Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung aufgelegt. Solche Präparate habe ich meist mit Zeiß Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8 (Vergr. 500 : 1) untersucht (s. Taf. XIX). Bei einem derartigen Verfahren ist allerdings damit zu rechnen, daß in der überlebenden Haut Veränderungen der Chromatophoren eintreten können. Um dadurch bedingte Irrtümer zu vermeiden, darf die Beobachtungszeit nicht zu lange ausgedehnt werden, und jedenfalls müssen Zeichnungen sofort nach der Herstellung des Präparates in Angriff genommen werden. Um in dieser Richtung ganz sicher zu gehen, habe ich einen Teil der jeweils untersuchten Haut auf dem Deckglas ausgebreitet, mit diesem sofort in absoluten Alkohol versenkt, nach genügendem Aufenthalt darin in Xylol aufgehellt und zu Balsampräparaten verarbeitet. Solche enthalten zwar gewöhnlich den Lipochromfarbstoff nicht mehr, geben aber klare Bilder vom Zustand der Melanophoren und Guanophoren. Falls es auf die Melanophoren allein ankommt, kann man die Guaninkristalle durch verdünnte Salzsäure aus dem fixierten Hautstückchen entfernen und so noch übersichtlichere Bilder gewinnen.

Gefrierschnitte des frischen Materials, die ich in meiner genannten Mitteilung zur völlig sicheren Identifikation der Lipophoren am lebenden und fixierten Material verwendete, habe ich jetzt, nachdem hinsichtlich dieses Punktes unbedingte Klarheit geschaffen ist, nicht mehr hergestellt. Vielmehr beschränkte ich mich auf Parafinschnitte, an denen Lipophoren und Guanophoren leicht und sicher auseinander zu halten sind. Als Fixierungsflüssigkeit gebrauchte ich überwiegend Flemmings starkes Gemisch. Obwohl auch Sublimatgemische, wie schon Ficalbi feststellte, sehr gute Ergebnisse liefern, vor allem die Färbbarkeit der Objekte

gegen gewisse Tinktionen nicht so herabsetzen wie die Chrom-Osmium-Essigsäure-Mischung Flemmings, so gebe ich doch dem letzten Verfahren für unseren besonderen Zweck den Vorzug: es erhält die zarten Lipophoren viel besser und macht sie, soweit das Lipochrom an Fett gebunden ist, durch dessen Schwärzung (Osmierung) schon im ungefärbten Schnitt kenntlich. Auch Melanophoren und Guanophoren bewahrt das Flemmingsche Gemisch tadellos. Kam es mir darauf an, die Guaninkristalle zu erhalten, was für Uebersichtsbilder bei schwächeren Vergrößerungen angenehm ist, so färbte ich mit Eosin und Thionin, zum Studium feinerer histologischer Verhältnisse dagegen mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Bei diesem Verfahren gehen die Guaninkristalle meist ganz in Lösung; die so gefärbten Präparate sind aber gegenüber den erstgenannten unbegrenzt dauerhaft.

Einige allgemeine Bemerkungen über die verschiedenen Farbzellen.

Wir wollen die drei am Farbenwechsel beteiligten Zellformen als Melanophoren, Lipophoren und Guanophoren bezeichnen. Der erste Name ist ja für die schwarzen Pigmentzellen allgemein üblich geworden; die beiden letzten aber scheinen mir dadurch, daß sie auf den charakteristischen Inhalt der beiderlei Zellarten unmittelbar hinweisen, zweckmäßiger als die gewöhnlich gebrauchten Termini Xanthophoren und Leukophoren. Ficalbi (a. a. O.) unterscheidet die Chromatophoren als schwarze, violette (Guanophoren) und gelbe (Lipophoren). Biedermann (a. a. O.) spricht von schwarzen Pigmentzellen und „Interferenzzellen“, die Guanin und Lipochrom gemeinsam beherbergen sollen, Ehrmann (a. a. O.) in ähnlicher Weise von schwarzen melaninhaltigen Zellen und hellen polygonalen Pigmentzellen. Gaupp¹⁾ hat in Anlehnung an Kellers Bezeichnungen der Farbzellen beim Chamäleon für die Biedermann-Ehrmannschen Zellen, die Guanin und Lipochrom zugleich enthalten sollen, den Namen Xantholeukophoren eingeführt; demgemäß bezeichnet dieser Autor unsere Lipophoren als Xanthophoren, unsere Guanophoren als Leukophoren.

¹⁾ A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. 3. Abt. Braunschweig 1904.

Die Melanophoren von *Hyla* sind einkernige, seltener zweikernige Zellen; einmal beobachtete ich eine vierkernige Melanophore. Sie enthalten in ihrem Plasma zahlreiche Pigmentgranula von hellbräunlicher Farbe, die bei dichter Häufung insgesamt schwarz erscheinen. Bleicht man die Melaninkörnchen mit Chlor, so läßt sich durch Eisenhämatoxylin ein korn- oder stäbchenartiges Zentriol in der Mitte des Zelleibes nachweisen. Der Kern liegt immer exzentrisch, gewöhnlich dem Unterrand der Zelle genähert.

Die Frage nach der Art der Bewegungsvorgänge, welche die wechselnde Verteilung des Pigments in den Melanophoren bedingen, derart, daß die Zellen im Ballungszustand als unregelmäßig rundliche, tief dunkle Gebilde nur mit ganz kurzen oder gar ohne Fortsätze erscheinen, in der Expansion dagegen stark entwickelte Ausläufer gegen die Epidermis entstanden, ist gerade beim Laubfrosch noch durchaus strittig. Bei Reptilien und Fischen haben alle neueren Autoren dahin entschieden, daß die genannten funktionellen Erscheinungsformen auf intrazellulärer Körnchenströmung beruhen, die auf die Sphäre (Zentriol) zentriert ist, und somit die verästelte Form der Zelle dauernd erhalten bleibt.

Einer der Hauptgründe für diese Auffassung ist der Nachweis pigmententleerter Ausläufer im Ballungszustand. Solche hat aber auch Biedermann (a. a. O., S. 469) beim Laubfrosch beobachtet und diesen Befund durch eine sehr schöne Abbildung belegt (Fig. 7 Tab. XI). Allerdings läßt Biedermann unentschieden, ob die Zellfortsätze auch im pigmentfreien Zustand in allen ihren Verästelungen erhalten bleiben, oder, wie es nach jenem Autor wahrscheinlicher ist, nur eine ungleich rasche Bewegung verschiedener Teile des Zellplasmas stattfindet, derart daß es ähnlich wie bei den Plasmodien und gewissen Rhizopoden zur Sonderung eines leichter beweglichen, flüssigeren „Körnerplasmas“ und eines festeren „Hyaloplasmas“ komme; aus diesem letzten sollten dann die pigmentfreien Fortsätze im wesentlichen bestehen, die aber möglicherweise auch schließlich eingezogen würden. Jedenfalls geht aber aus der Beobachtung Biedermanns hervor, daß die Ballung des Pigments nicht unbedingt mit einem Einziehen der Ausläufer verknüpft ist und somit bei Erhaltung der verästelten Zellform durch intrazelluläre Körnchenströmungen folgen kann.

Obwohl Ehrmann (a. a. O. S. 531) von einem Ausstrecken der Fortsätze kontrahierter Zellen spricht, somit im Gegensatz zur vorhin geschilderten Auffassung an eine amöboide Tätigkeit der Melanophoren zu denken scheint, äußert er sich doch zusammenfassend (S. 538): „Bei der Bewegung der Pigmentzellen handelt es sich nicht bloß um Ein- und Ausziehen von Zellfortsätzen, sondern auch um eine innere protoplasmatische und zwar gesetzmäßig verlaufende, also höchst wahrscheinlich eine innere Organisation der Pigmentzellen voraussetzende Bewegung.“

Ficalbi (a. a. O. S. 126) vergleicht die Tätigkeit der Melanophoren mit der einer Amöbe: „Per me non vi è dubbio che il cromatoforo nero è una cellula emmettente e ritirante prolungamenti, non una cellula permanentemente stellata e ramosa: è una ameba, che allunga e accorcia gli pseudopodi suoi.“ Aber ähnlich wie Biedermann erklärt er pigmentfreie Abschnitte der Ausläufer damit, daß das eigentliche Plasma bei der Expansion sich schneller ausbreite als das Pigment. Auch betont er, daß das Pigment bei seinen Vorlagerungen präformierte Wege einhalte, gewissermaßen vorgebildete Kanälchen, die bald erfüllt, bald entleert seien.

Damit nähert er sich sehr der Auffassung von D. Hooker^{1) 2)}, dessen Beobachtungen sich allerdings nicht auf *Hyla* sondern auf *Rana fusca* beziehen. Nach ihm liegen die Zellen beim erwachsenen Frosch und bei den Larven in vorgebildeten Lücken des Bindegewebes, ähnlich den Bindegewebszellen in den Lymphräumen der Cornea nach v. Recklinghausen. Diese Spalträume sind vielleicht von einem Endothel ausgekleidet. In ihnen bewegen sich die Zellen, indem sie ihre Ausläufer einziehen und ausstrecken, also amöboid. Daß die Lücken nicht immer zu sehen sind, führt Hooker auf den Gewebsdruck zurück, der sie mehr oder minder schließen kann.

Nach Untersuchungen³⁾, die ich bei *Rana esculenta*, aber auch bei *Rana fusca* angestellt habe, muß ich den Angaben Hookers widersprechen. An Melanophoren, deren Pigment

¹⁾ The reactions of the melanophores of *Rana fusca* in the absence of nervous control. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 14, S. 93—104, 1913.

²⁾ Amoeboid movement in the corial melanophores of frogs. Anat. Record. Vol. 8, p. 103, 1914.

³⁾ Ueber pigmentfreie Ausläufer, Kerne und Zentren bei den Melanophoren der Frösche. Erscheint im Arch. f. Zellforsch.; vgl. auch meinen diesbezügl. Aufsatz im Biol. Centralblatt 1919.

zu einer allseits gerundeten, ellipsoidalen Masse zusammengeballt war, ließen sich die pigmentfreien Ausläufer regelmäßig und mit größter Deutlichkeit im Schnittpräparat verfolgen. Nach solchen Beobachtungen kann man kaum mit Biedermann und Ficalbi annehmen, daß das Pigment zunächst abströmt und die pigmentfreien Ausläufer noch nachträglich eingezogen werden können; denn man sollte bei diesem Zustand völliger Ballung des Melanins wenigstens erwarten, die eine oder andere Zelle ganz ohne (pigmentfreie) Ausläufer zu finden. Dazu kommt noch, daß bei den genannten Melanophoren geradeso wie bei den geballten Schwarzzellen der Fische und Reptilien, die Zellkerne ganz oder zum Teil außerhalb des Pigmentkuchens liegen, in dessen Mitte das Zentriol sich befindet. Schon diese Beobachtung allein scheint mir genügend darzutun, daß auch bei den Melanophoren von *Rana* die Verlagerungen des Pigments wesentlich auf intrazellulären Körnchenströmungen beruhen. Von besonderen endothelialen Scheiden um die Melanophoren herum habe ich nichts beobachten können. Die Melanophoren verhalten sich darin keineswegs anders wie die übrigen Zellarten im kollagenen Bindegewebe. Dagegen ist sicher, daß zwischen dem Verlauf der Ausläufer der Melanophoren und der umgebenden Bindegewebsfasern ein gewisser Uebereinklang besteht und bestehen muß. Sieht man doch bei den Reptilien in überzeugendster Weise, wie die Gestalt der Melanophoren in den verschiedenen Schichten der Haut von der Anordnung der Fasern im umgebenden Bindegewebe bestimmt wird; darauf habe ich schon mehrfach in früheren Arbeiten hingewiesen.

Beim Laubfrosch ist mir der Nachweis pigmentfreier Ausläufer nicht mit Sicherheit geglückt. Der Zustand höchster Ballung tritt bei der gelben Färbung der Haut ein. Er geht selten so weit wie bei *Rana*; vielmehr erscheinen die Zellen meist als unregelmäßig rundliche Pigmentmassen. Sind die Melanophoren expandiert, so senden sie ihre Ausläufer zwischen die über ihnen gelegenen Guanophoren und Lipophoren hinein. Da die letztgenannten Farbzellen beim Ballungszustand der Melanophoren, nur durch feinste Bindegewebeslamellen voneinander geschieden, dicht aneinander schließen, so verstehe ich Ficalbis überzeugte Stellungnahme für amöboide Tätigkeit der Melanophoren recht wohl; bleibt doch anscheinend gar kein Platz mehr für pigmentfreie Ausläufer übrig. Zur Erklärung dieser Schwierigkeit

für unseren Standpunkt muß ich darauf hinweisen, daß bei *Rana* die pigmententleerten Ausläufer im Vergleich zu den pigmenterfüllten ganz beträchtlich an Kaliber abgenommen haben, so daß sie sehr wohl noch zwischen den Guanophoren usw. Platz finden könnten. Gegenüber *Hooker* betone ich, daß die genannten Bindegewebslamellen nicht etwa die durch Gewebedruck geschlossenen Spalten für die Fortsätze der Melanophoren darstellen; denn die Ausläufer der Melanophoren erscheinen im expandierten Zustand jederseits von der Bindegewebslamelle, unmittelbar mit einer Fläche die Guanophoren berührend (s. S. 432). Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch *Biedermann* die pigmentfreien Ausläufer nur dort beobachten konnte, wo die Melanophoren mehr einzelt liegen; nichts berechtigt aber zur Annahme, daß hier das Spiel der Pigmentverlagerung sich in grundsätzlich anderer Weise vollziehe als bei den von uns ins Auge gefaßten Stellen. Wenn ich somit zugebe, daß die Verhältnisse bei *Hyla* noch weiterer Klärung bedürftig sind — auch die Kerne sind hier bei geballtem Pigment nicht so regelmäßig außerhalb der Melaninmasse nachzuweisen, was aber mit der weniger vollständigen Ballung zusammenhängen mag —, so scheint mir doch im Hinblick auf die Gesamtheit der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen sehr wahrscheinlich, daß Ballung und Expansion des schwarzen Pigments auch bei *Hyla* wesentlich auf intrazellulären Körnchenströmungen in den Melanophoren beruhen.

Die Lipophoren sind durch den Besitz des gelben Lipochroms gekennzeichnet. *Biedermann* (a. a. O. S. 462) schildert es als ein goldgelbes Pigment in Form von größeren und kleineren Tröpfchen, die im Gegensatz zu den Interferenzkörnern der Einwirkung von Kali- und Natronlauge widerstehen, *Ehrmann* (a. a. O. S. 522) als einen durchsichtigen im auffallenden und durchfallenden Licht gelben Körper, der zu größeren Tröpfchen zusammenfließen könne, in Aether, warmem Alkohol und in Terpentin löslich ist, sich mit Osmium schwärzt. Wenn *Ehrmann* nun weiter angibt, daß der Körper also die Reaktion der Fette gebe und in die Gruppe der fettähnlichen oder von Fett stammenden Körper (Lipochrome nach *Krukenberg*) gehöre, so ist zu bemerken, daß die Lipochrome nicht deshalb ihren Namen erhalten haben, weil sie chemisch den Fetten verwandt seien, sondern weil sie häufig in Fetten gelöst vorkommen und deren Farbe bedingen (Fettfarb-

stoffe). Die Anwesenheit des Fettes bedingt auch die Reaktion mit Osmiumsäure; eine Schwärzung durch Osmiumtetroxyd kommt den reinen Lipochromen nicht zu.

Obwohl F i c a l b i (a. a. O.) als erster die drei Arten der Farbzellen beim Laubfrosch nach Form und Lage richtig geschildert hat, wird ihre generelle Unterscheidung nirgends scharf durchgeführt. Einmal teilt er die Zellen nach der Form in kugelige, lappige und verästelte ein, bemerkt aber dabei, daß die Form mit der Tätigkeit der Chromatophoren wechsle (S. 102), andererseits nach der Farbe in milchige, blaßgelbe, stark gelbe, orangegelbe, rötliche, blaue, violette, braune und schwarze, von denen einige metallische Irideszenz zeigen. Aus dieser Farbenskala die drei Gruppen von Chromatophoren herauszuschälen, bleibt dem Leser überlassen, und ich möchte zweifeln, ob er, wenn es einige Zeilen später heißt, auf der Bauchseite kämen nur bräunliche vor, dabei an Guanophoren denkt, wie es richtig ist, oder nicht vielmehr an Melanophoren. Diese Unsicherheit wird noch größer, wenn der italienische Autor der Frage ausweicht, ob es sich bei den Farben der Chromatophoren um Pigment- oder Interferenzfarben handelt (S. 116). Bei der Beschreibung der grünen Hautstellen, bezeichnet F i c a l b i den Inhalt der unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Farbzellen, das sind unsere Lipophoren, als sehr kleine, zitronen- oder goldgelbe Tröpfchen, die in Alkohol löslich sind und sich daher in Schnittpräparaten nicht erhalten (S. 120). Ferner bemerkt er, daß an der Innenseite der Schenkel die gelben Chromatophoren als einzige Farbzellen in Form reich verästelter Zellen vorkommen.

Nach meinen Beobachtungen kommt das Lipochrom in zwei verschiedenen Formen in den Lipophoren des Laubfrosches vor: in Fett gelöst, als kleine Tröpfchen, und in kristallinisch feinkörniger Gestalt. Die erste wird durch Alkohol leicht ausgezogen, durch Osmiumsäure geschwärzt und erscheint in frischem Zustand orangegelb; das zweite dagegen ist widerstandsfähiger gegen Alkohol, doppelbrechend, feinkörniger als jenes und von hellerer, meist grünlichgelber Farbe ¹⁾. Das kri-

¹⁾ Auch in den Lipophoren des Feuersalamanders (erwachsenes Tier und Larve), ferner in denen der Frosch- und Axolotllarven konnte ich ein doppelbrechendes, in Alkohol schwer lösliches Lipophrom wahrnehmen. Vgl. W. J. S c h m i d t, Zur Kenntnis der lipochromführenden Farbzellen in der Haut nach Untersuchungen an *Salamandra maculosa*. In *Dermatol. Zeitschr.* Bd. 25, S. 324, 1918.

stallinisch körnige Lipochrom findet sich hauptsächlich in den reich verästelten Lipophoren, welche als einzige Farbzellen in der gelben Haut von der Innenseite der Schenkel liegen, das in Fett gelöste dagegen, neben jenem, in der Haut der grünen Hautstellen. Bringt man z. B. ein Hautstückchen vom Oberschenkel — am besten im gelben oder grauen Färbungszustand des Tieres — kurze Zeit in absoluten Alkohol und führt es dann durch Xylol in Balsam über, so scheint in dem für gewöhnlich grünen Hautgebiet der gelbe Farbstoff geschwunden, dagegen sind die reich verästelten Lipophoren an der Innenseite des Schenkels — im gelben Gebiet — gut erhalten. Untersucht man aber die Lipophoren im grünen Hautteil genauer, so findet man in ihnen statt reichlicher orangegelber Tröpfchen eine schwach gelb oder auch gar nicht gefärbte feinkörnige Masse, welche das kristallinisch körnige Lipochrom darstellt. Auch Biedermann (a. a. O. S. 464) ist dieser feinkörnige Inhalt der Lipophoren nicht entgangen, er deutet ihn aber irrig als Plasma. Führt man ein Hautstückchen sehr schnell in angegebener Weise in Balsam über, so können größere oder geringere Reste des fettgelösten Lipochroms erhalten bleiben; sie diffundieren aber nach einigen Tagen in den umgebenden Balsam über, und verleihen ihm zeitweilig eine bräunlichgelbe Tönung; die kristallinisch körnigen Lipochrommassen dagegen erhalten sich im Balsam dauernd unverändert.

Wie Ficalbi und entgegen den Befunden Ehrmanns (s. o.) habe ich in Paraffinschnitten niemals den gelben Farbstoff als solchen noch beobachten können; nur gelegentlich blieb das kristallinisch-körnige Lipochrom in den Zellen nachweisbar, zeigte aber keine gelbe Farbe mehr, nahm dagegen stark Delafields Hämatoxylin an (vgl. auch meine erste Mitteilung), ein Umstand, der sich auch sonst bei derartig kristallinisch körnigen Lipochromen bemerkbar machen kann. Sind die Präparate mit Flemmings Gemisch fixiert, so erscheinen die Fettmassen, in denen das Lipochrom gelöst war, geschwärzt. So läßt es sich daher an den grünen Hautstellen am zweckmäßigsten nachweisen. An Sublimatpräparaten erscheinen dagegen die Stellen, an denen sich diese Fetttröpfchen befanden, als leere Räume.

Im übrigen sei zur Struktur der Lipophoren bemerkt, daß sie meist einkernig, selten zweikernig sind und ein Zentriol in Gestalt eines Doppelkörnchens besitzen (Fig. 13 u. 17—19, Taf. XXI). Außer an den grünen Hautstellen finden sie sich, wie schon gesagt, als einzige

Farbzellen an den gelben (auf der Innenseite der Schenkel) und ferner ganz zerstreut auf der Ventralseite (wenigstens in der Kehlgegend); sie fehlen in dem dunklen Grenzstrich zwischen Bauch- und Rücken-seite. Das Verhalten dieser Zellen beim Farbwechsel wird uns später noch öfter beschäftigen.

Die Guanophoren enthalten doppelbrechende Guaninkristalle, die sich sowohl im Schnitt (Fig. 6—9, Taf. XX) als auch an geeigneten Stellen der Totalpräparate (Fig. 4, Taf. XIX) deutlich als sehr dünne, bisweilen annähernd rechteckige, aber auch unregelmäßig begrenzte Täfelchen erkennen lassen. Beim Auflösen der Kristalle durch Säuren oder Alkalien (Eisensalzbeize bei der Eisenhämatoxylinfärbung) bleibt ein plasmatisches Gerüstwerk zurück, das in seiner Form die Lage der ehemals vorhandenen Kristalle mehr oder minder widerspiegelt (Fig. 12, 15, 19, Taf. XXI). In diesem Gerüstwerk machen sich öfter dunkler färbbare, strangartige Massen bemerkbar. Während ich in meiner ersten Mitteilung keine bestimmten Angaben über das Vorkommen von Zentriolen in den Guanophoren machen konnte, glaube ich nunmehr, nach der Untersuchung zahlreicher neuer Präparate, doch, daß diesen Farbzellen gleich den Lipophoren und Melanophoren Zentren zukommen. Nahe dem Kern, nach der Epidermis hin, sah ich manchmal ein kleines Doppelkorn in der schwach gefärbten Umgebung liegen, das seiner Form, Lage und Tinktion nach mit großer Wahrscheinlichkeit als Zentriol anzusprechen ist (Fig. 13, Taf. XXI, zweite Guanophore von links). Die Guanophoren sind gewöhnlich einkernig, selten zweikernig. In einem Falle (Fig. 20, Taf. XXI) beobachtete ich in einer Guanophore nicht weniger als 7 Kerne, die dicht beieinander gedrängt, den mittleren Teil der Zelle einnahmen; unter ihnen waren 4 größere und 3 kleinere. Derartige Zustände erwecken den Eindruck, daß diese zahlreichen Kerne durch amitotische Teilung, vielleicht durch Sprossungsvorgänge aus dem ursprünglichen Kern hervorgegangen sind.

Ich möchte an dieser Stelle nicht unterlassen, auf einen wesentlichen Unterschied zwischen den die blaue Strukturfarbe erzeugenden Guanophoren beim Frosch und bei den Reptilien aufmerksam zu machen. Bei den Eidechsen ¹⁾ (Phelsuma, Lacerta, Chamaeleo) liegt in solchen Zellen das Guanin immer in äußerst feinkörn-

¹⁾ W. J. Schmidt, Studien am Integument der Reptilien I. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 101, 1912.

nigem Zustande vor; die einzelnen Teilchen sind so klein, daß sich selbst mit den stärksten Vergrößerungen kein gewisses Urteil über ihre Form bilden läßt; nur das polarisierte Licht verrät, daß es sich auch hier um kristallinische Bildungen handeln muß. Demgegenüber finden wir beim Laubfrosch wohl ausgebildete, wenn auch noch immerhin kleine Guaninkristalle. Während die blaue (bzw. grüne) Haut einer Eidechse, zum Balsamtalpräparat verarbeitet, die blaue Strukturfarbe auch dann noch und bisweilen in der prächtigsten Weise zeigt, nimmt die Haut des Laubfrosches unter diesen Umständen eine unscheinbare graublaue oder graugrüne Färbung an.

Das Verhalten der Chromatophoren bei den verschiedenen Färbungszuständen der Haut.

a) Grüne Hautfarbe.

Die grüne Färbung des Laubfrosches, die als sein normales Kleid gelten kann, kommt in allen Abstufungen zwischen einem hellen Blattgrün und einem tiefen Grünscharz vor. Wenn auch schon ältere Forscher das Zustandekommen der grünen Farbe nach der physikalischen Seite hin in wesentlichen Zügen richtig erfaßt hatten, so ist es doch das Verdienst von E h r m a n n und B i e d e r m a n n, den morphologischen Befund auch in den Einzelheiten mit der jeweiligen Hautfarbe in Uebereinklang gebracht zu haben. B i e d e r m a n n (a. a. O. S. 470) schildert das Verhalten der Chromatophoren bei der grünen Hautfarbe etwa folgendermaßen: in den „Xantholeukophoren“ bilden die gelben Tröpfchen (das Lipochrom) eine oberflächliche Decke, welche die Interferenzkörnchen (das Guanin) überlagern; unter den letzten breitet sich als schwarzer Untergrund das dichte Netz verzweigter dunkler Chromatophoren aus, deren Ausläufer bis an die Interferenzzellen heranreichen und dieselben schwarz umsäumen. Sähe man von dem gelben Pigment ab, so erscheine jede Xantholeukophore bei auffallendem Licht und vor dem dunklen Hintergrund blau, durch die Ueberlagerung mit dem gelben Pigment dagegen grün. So kommt die hell blattgrüne Färbung zustande; durch Heraufrücken des schwarzen Pigments kann sie mehr und mehr verdunkelt werden. E h r m a n n (a. a. O., S. 527) sagt: „Die grüne Farbe des Laubfrosches kommt also dadurch zustande, daß auf unsere Netzhaut . . . blaues

Licht . . . und gelbes Licht . . . kommt und sie wird somit ähnlich erzeugt wie in der Aquarellmalerei durch innige Vermischung z. B. von Gummigutti- und Ultramarinkörnchen“. Nach Ehrmann (a. a. O. S. 529) befinden sich die Xantholeukophoren beim grünen (und gelben) Zustand der Haut in der „gelben Position“ d. h. das Lipochrom bildet am Oberrand der Zellen einen intensivgelben Saum. Auch die Verdunkelung der grünen Farbe durch Ausläufer der Melanophoren, die jene zwischen die „Xantholeukophoren“ nach oben schicken, diese sogar umschließen und an ihrer Oberfläche verdecken, hat genannter Forscher (a. a. O. S. 531) richtig erkannt.

Die grüne Farbe ist somit eine Mischfarbe von Blau, das die Guaninkristalle vor dem dunklen Hintergrund der Melanophoren als trübes Medium erzeugen, und von Gelb, das die über ihnen ausgebreiteten Lipochrommassen liefern. Die Verdunkelung der grünen Farbe wird durch Pigmentmassen der Melanophoren bedingt, die sich zwischen die „Xantholeukophoren“ einschieben und sie ganz umhüllen können.

Dieser Befund von Biedermann und Ehrmann wurde, wie schon eingangs gesagt, von Ficalbi (a. a. O. S. 120f.) dahin berichtigt, daß Lipochrom und Guanin nicht in der gleichen Zelle, der sog. Xantholeukophore, übereinander geschichtet vorkommen, sondern daß jedesmal zwei Zellen aufeinander gelagert sind, deren obere (die Lipophore) Lipochrom, deren untere (die Guanophore) Guanin enthält. Diese Angaben Ficalbis habe ich in meiner früheren Mitteilung durchaus bestätigen können, und eine Durchsicht der Abbildungen bei jenem Autor — damals lag mir seine Arbeit im Original nicht vor — zeigte mir, daß die Darstellung Ficalbis auch in vielen Einzelheiten mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Die ziemlich umständlichen Auseinandersetzungen Ficalbis über die Entstehung der grünen Farbe durch das Zusammenwirken von Melanin, Guanin und Lipochrom gehen nicht über die Mitteilungen seiner genannten Vorgänger hinaus. Irrig ist sogar, wenn Ficalbi den dunklen Hintergrund als einen schwarzen Spiegel bezeichnet, der das durchs Lipochrom und Guanin hindurchgegangene Licht reflektieren soll. Die Reflexionen und zwar der kurzwelligen blauen Strahlen finden an den Guaninkristallen

statt; der schwarze Untergrund dagegen hat die Aufgabe, das hindurchgehende (langwellige, rote) Licht zu absorbieren, zu vernichten. Bekanntlich erscheint ein Körper ja deshalb schwarz, weil er das auffallende Licht verschluckt, also keinerlei reflektierte Strahlen von ihm ausgehen.

Um einen ersten Einblick in das Verhalten der Farbzellen beim hellgrünen Zustand der Haut zu gewinnen, empfiehlt sich die Untersuchung eines lebendfrischen Hautstückchens von der Dorsalseite der Hinterbeine bei durchfallendem Licht und hinreichender Vergrößerung; die Haut ist hier nicht nur dünner als am Rücken, sondern die Melanophoren liegen auch spärlicher als dort, so daß das ganze Bild recht übersichtlich erscheint (Fig. 1, Taf. XIX). Die Xantholeukosomen bieten sich als Vielecke dar, die zu einem epithelartigen Mosaik zusammenschließen, das nur von den Ausführgängen der Drüsen durchbrochen wird, von denen zwei in unserer Abbildung sichtbar sind. Bei hoher Einstellung gewahrt man den gelben Lipochromfarbstoff, bei tiefer die Guaninkristalle, welche in rötlichen Interferenzfarben schimmern. Guanin und Lipochrom decken sich in jedem Xantholeukosom genau, ein Umstand, der wesentlich zur Annahme beigetragen hat, die beiderlei Stoffe befänden sich in ein- und derselben Zelle. Die beschriebenen Doppelzellen schließen nicht dicht aneinander, sondern lassen feine Spalten zwischen sich frei, deren Bestehen auch von Biedermann und Ficalbi betont wird, ohne daß diese Autoren ihr Zustandekommen genauer erklärt hätten; es handelt sich um Bindegewebssepten oder -fasern, welche die einzelnen Xantholeukosomen voneinander scheiden. Ihr genaueres Verhalten soll uns noch später beschäftigen. Form und gegenseitige Lage der Guanophoren gibt auch das Mikrophotogramm nach einem Balsamtalpräparat (Fig. 21, Taf. XXII) getreu wieder.

Durch diese Lage von Doppelzellen scheinen die unter ihnen gelegenen Melanophoren als dunkle, unregelmäßig geformte Gebilde mit kurzen Ausläufern etwas verschwommen hindurch (Fig. 1, Taf. XIX). Sie befinden sich in einem Zustand mäßiger Expansion. Ihre Umrisse fallen mehr oder minder genau mit den Spalten zwischen den Xantholeukosomen überein, ein Umstand, der erst durch Vergleich mit Schnittbildern völlig verständlich wird. Die Melanophoren schmiegen sich nämlich den Guanophoren dicht an und entsenden ihre Ausläufer aufwärts in die Lücken zwischen

jenen. Wie bereits B i e d e r m a n n betont hat, und unser Mikrophotogramm (Fig. 21, Taf. XXII) übersichtlich zeigt, liefern die Melanophoren keinen geschlossenen schwarzen Untergrund, vielmehr bleiben, auch abgesehen von den Drüsenmündungen, erhebliche Lücken zwischen ihnen frei. In diesem Punkte verhält sich die hellgrüne Rückenhaut anders. Hier schließt Melanophore an Melanophore, indem die Ausläufer sich in den Lücken zwischen den Xantholeukosomen treffen und so ein Netzwerk bilden. E h r m a n n hat es a. a. O. in Figur 7 seiner Tafel XI dargestellt; doch muß ich zur richtigen Orientierung des Lesers bemerken, daß es nicht in derselben Ebene wie die Lipochrommassen sondern stets tiefer liegt — im Gegensatz zum dunkelgrünen Zustand der Haut. Die reichere Entfaltung der Melanophoren in der Rückenhaut gestattet nicht die Einzelheiten an den Xantholeukosomen so gut zu erkennen, wie an der Haut der Hinterbeine. Von früheren Forschern hat vor allem E b e r t h ¹⁾ eine hübsche bildliche Darstellung des hellgrünen Zustandes der Haut in Flächenansicht gegeben.

Die Schnittbilder der Haut im hellgrünen Zustand — hierfür ist die Rückenhaut der vom Schenkel vorzuziehen — sind stellenweise von geradezu schematischer Regelmäßigkeit (Fig. 6, Taf. XX). Die drei Arten von Farbzellen erscheinen in drei Schichten übereinander geordnet: dicht unter der Epidermis, nur durch die kollagene Grenzlamelle von ihr getrennt, die Lipophoren, darunter die Guanophoren, und zu unterst die Melanophoren. Die Lipophoren besitzen die Gestalt bikonvexer Linsen, die bald ¹/₂ dicker, bald dünner, gewöhnlich nur in flachem Bogen gegen die Epidermis einspringen, gegen die Guanophoren hin stärker gekrümmt sind (Fig. 6, Taf. XX; Fig. 11, Taf. XXI). Ihre Kerne sind rundlich, bei stärkerer Abflachung der Zellen elliptisch, mit dem großen Durchmesser parallel zur Fläche der Haut gerichtet. Die Zellen schließen dicht aneinander, viel dichter als man nach dem Flächenbild im überlebenden Zustand erwarten sollte. Dadurch kommt der Rand der „Linse“ stellenweise zum Wegfall, so daß die Lipophoren sich seitlich in ziemlich breiter Fläche berühren können (Fig. 11, Taf. XXI).

Die Guanophoren sind becherförmig — sie erscheinen im Schnitt als Halbmonde — und nehmen die untere Hälfte der Lipophoren in ihrer Becherhöhlung auf (Fig. 6, Taf. XX). Selten reicht

¹⁾ Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869. Fig. 5, Taf. II.

der Rand des Bechers bis zur Epidermis, meist bleibt er ein beträchtliches Stück von ihr entfernt (Fig. 11, Taf. XXI). Entsprechend der geringen Höhe der Zellen sind ihre Kerne abgeflacht, scheibenförmig. Die Guaninkristalle, die im wesentlichen der Oberfläche der Zelle mit ihrer flachen Seite tangential gelagert sind, bieten sich in Kantenansicht als kleine strichartige Gebilde dar.

Während in einem Xantholeukosom eine Lipophore auf eine Guanophore entfällt, versorgt eine Melanophore immer eine Gruppe von Xantholeukosomen; das hat von früheren Untersuchern vor allem Biedermann erkannt (a. a. O. Taf. XI, Fig. 5). Die Zellkörper der Melanophoren entsenden zur Epidermis hin Fortsätze, die im Schnitt gleich dunklen Sicheln die Unterseite der Guanophoren einsäumen (Fig. 6, Taf. XX; Fig. 11, Taf. XXI). Ihr Pigment reicht ungefähr bis zur unteren Grenze der einander berührenden Lipophoren (Fig. 11, Taf. XXI). Da im hellgrünen Zustand der Haut das Melanin nur mäßig expandiert ist, bleibt der Zellkern von den dicht gelagerten Pigmentgranula meistens verdeckt.

Stark mit Eisenhämatoxylin gefärbte Präparate (Fig. 11, Taf. XXI) zeigen faserige oder lamellöse Bindegewebsmassen, die von der kollagenen Grenzlamelle ausgehen, sich zwischen die Xantholeukosomen einschieben und weiter bis zu den Melanophoren verfolgen lassen. Sie stellen ein Fachwerk dar, in dem die Xantholeukosomen ruhen. Zwischen die beiden Zellen eines Xantholeukosoms, zwischen die Guanophore und Lipophore, dringt kein Bindegewebe ein. Dagegen halbieren die Lamellen die zwischen zwei benachbarten Xantholeukosomen befindlichen Melaninmassen (Fig. 11, Taf. XXI); somit muß auch das in Flächenansicht erscheinende Netz von Melanin (s. o.) doppelt sein. Dieser Umstand macht sich bei fortschreitender Expansion des Melanins immer deutlicher bemerkbar (s. u.).

Wie schon bemerkt, geht der dunkelgrüne Zustand der Haut aus dem hellgrünen dadurch hervor, daß die Melanophoren ihr Pigment zwischen die Xantholeukosomen entsenden, ja auch die Guanophoren und Lipophoren allseits zu umhüllen vermögen. Im ersten Falle tritt in der Flächenansicht auf der Grenze der Xantholeukosomen ein breites schwarzes Netzwerk hervor, das seine Farbe dem Grün beimengt; im zweiten verdeckt das Melanin die an der Erzeugung der grünen Farbe beteiligten Zellen in kleinerem oder größerem Umfang und schaltet sie so von Farbgebung überhaupt

zum Teil oder ganz aus. Diese Verhältnisse haben Ehrmann, Biedermann und Ficalbi richtig dargestellt; aber nur der letzte Autor hat die mit den Vorgängen an den Melanophoren verknüpften Formveränderungen der Xantholeukosomen kurz erwähnt (bei der Figurenerklärung S. 141: „col de-formarli piu o meno“) und in seinen Abbildungen (Fig. 2—4, Taf. IV L. c.) wiedergegeben.

Beginnen wir wiederum mit der Untersuchung eines lebend-frischen Hautstückes: Figur 2 (Taf. XIX), die ein Stückchen der Rückenhaut darstellt, zeigt zwischen den vieleckigen Xantholeukosomen ein dunkles, bald breiteres, bald schmäleres Netzwerk, dessen Maschen aus kleineren Pigmentmassen, den einzelnen Ausläufern der Melanophoren, zusammengesetzt sind. Vor allem dort, wo es breiter ist, erkennt man deutlich die doppelte Natur des Netzes, indem die Pigmentflecken in zwei Reihen geordnet erscheinen. Infolge der dichteren Lage der Melanophoren in der Rückenhaut lassen sich an den Xantholeukosomen verhältnismäßig nur wenig Einzelheiten wahrnehmen. Lipochrom und Guanin decken sich vollkommen, aber bei der geringen Durchsichtigkeit der Haut treten die Interferenzfarben der Guaninkristalle weniger hervor. Daher wurden in der Abbildung (Fig. 2, Taf. XIX) nur die bei hoher Einstellung sichtbaren Lipochromgranula wiedergegeben. Fig. 24 (Taf. XXII) veranschaulicht das Verhalten der Guanophoren und Melanophoren im dunkelgrünen Zustand der Haut (Rücken) nach einem Mikrophotogramm bei schwächerer Vergrößerung: der netzartig zusammenhängende dunkle Grund der Melanophoren zeigt neben den größeren hellen rundlichen Stellen, den Ausführgängen der Hautdrüsen, zahlreiche kleine polygonale Gebilde, die Guanophoren, welche in verschiedenem Maße vom Melanin verdeckt sind.

Belehrender noch wie die Flächenschichten sind die Schnittbilder des dunkelgrünen Zustandes der Haut (Fig. 7, Taf. XX; Fig. 12, Taf. XXI). Die Verteilung des Melanins ist gegenüber der hellgrünen Hautfärbung wesentlich geändert: die schwarzen Pigmentzellen entsenden pigmenterfüllte Ausläufer in die Lücken zwischen die Guanophoren, die bis zum Unterrand der Lipophoren emporreichen. Der Zellkörper der Melanophoren nimmt mit dem Abströmen des Pigments in die Ausläufer an Umfang ab und erscheint weniger dunkel, so daß die Kerne leichter festzustellen sind (Fig. 12, Taf. XXI). Auch die Tatsache, daß

jede Melanophore mehrere Xantholeukosomen versorgt, tritt jetzt deutlich hervor. Jede Guanophore wird nun seitlich von einem Pigmentmantel umhüllt, der sich aus lappenartigen Fortsätzen der Melanophoren zusammensetzt. Obwohl diese Lappen — in Figur 7, etwas rechts von der Mitte sind sie im Flachschnitt zu sehen — verhältnismäßig dünne Platten sind, so werden doch die Guanophoren wesentlich auseinandergedrängt. Denn da jede Guanophore ihren besonderen Pigmentmantel hat, werden die Lücken zwischen benachbarten immer von doppelten Fortsätzen erfüllt. Oft sind sie allerdings so dicht aneinandergedreht, daß sie als einheitliche Pigmentmasse erscheinen, und so hat sie auch Ficalbi sowohl in Flach- wie in Querschnittsbildern der Haut dargestellt. Aber an ausgewählten Stellen beobachtet man in derartigen Pigmentmassen einen hellen Spalt, der die zu den beiden benachbarten Guanophoren gehörigen Fortsätze trennt (Fig. 7, Taf. XX). Bei hinreichender Vergrößerung und geeigneter Färbung kommt in diesem Spalt die Bindegewebslamelle zum Vorschein (Fig. 12, Taf. XXI), deren Vorhandensein wir oben feststellten.

Beim Einströmen des Pigments in die Fortsätze der Melanophoren unterliegen die Guanophoren, wie leicht einzusehen ist, einem Druck, der wesentlich senkrecht auf ihre Seitenflächen wirkt; das sich jederseits der Bindegewebslamelle anhäufende Pigment drängt ja die Guanophoren von dieser ab. Dieser Seitendruck bedingt eine Formveränderung der Guanophoren: sie strecken sich in die Länge entsprechend der Abnahme ihres Querdurchmessers; ferner dringen unter der Wirkung des Druckes Guaninmassen gegen die Becherhöhle vor und füllen sie aus. Damit wird die Guanophore zu einem prismatischen oder zylindrischen Gebilde, dessen untere Grundfläche leicht vorgewölbt ist, während die obere meist glatt abgeschnitten erscheint (Fig 7, Taf. XX). Bei dieser Umformung werden die Guaninkristalle, die bei der Becherform dieser Zellen ihre Fläche wesentlich der Hautoberfläche zukehrten, durcheinander geschoben und auch damit mag es zusammenhängen, daß im dunkelgrünen Zustand der Haut ihre Interferenzfarben bei durchfallendem Licht weniger bemerkbar werden als im hellgrünen. Diese Umlagerung der Kristalle bleibt auch nach ihrer Entfernung am Verhalten des zurückbleibenden Plasmas kenntlich, dessen Züge nunmehr deutlich in die Längsrichtung der Zellen geordnet sind (Fig. 12, Taf. XXI). Auch die Kerne durchlaufen einen entsprechenden Formwechsel, erschei-

nen jetzt kugelig oder in der Längsrichtung der Zellen gestreckt (Fig. 12, Taf. XXI); sie bleiben aber meist im unteren Teil der Zellen liegen.

Die beschriebene Umformung der Guanophoren zieht eine Gestaltsänderung der Lipophoren nach sich: sie verlieren ihre Linsenform, da die Becherhöhle der Guanophoren verschwunden ist; die aus ihr verdrängten Plasmamassen häufen sich in den Randteilen der Zellen an, und so kommen Platten zustande, die, in der Mitte nur wenig dicker als am Rande, mit rechtswinklig abgeschnittenen Seitenrändern aneinanderstoßen (Fig. 7, Taf. XX). Damit treten die Lipophoren, die im hellgrünen Zustand der Haut den ansehnlichsten Teil des Xantholeukosoms ausmachen, im Bild stark zurück. Ihre Kerne sind jetzt nicht mehr kugelig, wie bei der Linsenform dieser Zellen, sondern in der Fläche der Haut abgeplattet.

Die Gegenwart der schon öfter genannten Bindegewebslamellen regelt die Anordnung der verschiedenen Farbzellen derart, daß die seitlichen Grenzen der Lipophoren genau mit dem hellen Spalt in der Melaninmasse zwischen zwei benachbarten Guanophoren zusammenfallen (Fig. 7, Taf. XX; Fig. 12, Taf. XXI). Da somit immer eine Guanophore zu einer bestimmten Lipophore gehört, bleibt auch hier die Bezeichnung Xantholeukosom für die Doppelzelle angebracht, wenn auch gegenüber dem hellgrünen Zustand die Form der beiden Komponenten wesentlich geändert ist. Diese Gestaltsänderung ist aber keine aktive sondern eine passive, bedingt durch die Anhäufung des Melanins zwischen den Guanophoren.

Es erübrigt noch ein Hinweis, wie aus dem dunkelgrünen der schwarze Zustand der Haut hervorgeht. Schon beim erstgenannten sieht man gelegentlich, wie die Ausläufer der Melanophoren, an der Grenze von Guanophoren und Lipophoren angelangt, sich horizontal zwischen beiderlei Zellarten einschieben und so auch die Oberseite der Guanophoren mit einer Melaninhülle versehen. Der Anteil der betreffenden Guanophoren an der Farbgebung wird damit ganz ausgeschaltet. Dieses Vorrücken des Pigments auf die Oberseite der Guanophoren äußert sich in der Flächenansicht zunächst durch zunehmende Verbreiterung des schwarzen Netzwerkes also Verkleinerung seiner Maschen; dann gehen von seinen scheinbaren Balken, die ja in Wirklichkeit dicht beieinander gelegene Fortsätze der Melanophoren sind, Ausläufer ab, die sich über die hellen Maschen hin erstrecken. Ficalbi hat in seiner Fig. 9 Tab. IV

(a. a. O.) ein derartiges Flächenbild dargestellt; abgesehen davon, daß auch hier die Netzbalken einfach erscheinen, während sie in Wirklichkeit doppelt sind, finde ich nie die von ihnen abgehenden Ausläufer so schmal, wie dort angegeben.

Sehr instruktive Bilder vom Verhalten der Melanophoren beim grünscharzen Zustand gewinnt man durch Zerstörung der Guanophoren mittels Einlegen der fixierten Hautstücke in verdünnte Säure und Herstellung von Balsamtalpräparaten. In den beiden Mikrophotogrammen (Fig. 25 und 26, Taf. XXII) erscheint ein äußerst zierliches Netzwerk mit großen Maschen, den Mündungen der Hautdrüsen, und kleinen, den Stellen, an welchen sich die Guanophoren befanden. Wie vor allem an dem bei stärkerer Vergrößerung aufgenommenen Mikrophotogramm ersichtlich (Fig. 26, Taf. XXII), sind die Maschen stark verengert oder geschlossen d. h. die Guanophoren schon größtenteils vom Melanin überdeckt.

Vollständig schwarze Laubfrösche habe ich nicht untersuchen können; meine dunkelsten Tiere zeigten immer noch eine Beimischung von Grün in ihrem Kolorit, ein Hinweis, daß Guanin und Lipochrom nicht überall durch Bedeckung mit Melanin unwirksam gemacht waren. Doch zeichnet Ficalbi (a. a. O. Fig. 3 und 4, Tab. IV), wie das Melanin nach Ueberdeckung der Oberseite der Guanophoren nun auch zwischen benachbarte Lipophoren einzudringen beginnt, ein Zustand, der auch in unserer Figur 12 (Taf. XXI) am zweiten Doppelausläufer rechts schon leicht angedeutet zu sehen ist. Weiterhin kommt es dann zur völligen Ueberdeckung der Lipophoren vom Melanin, und damit erscheint die Haut tief schwarz; in solchen Fällen sind also nicht nur die Guanophoren, sondern auch die Lipophoren von einem Melaninrahmen umschlossen.

Nach der Darstellung von Ficalbi und auch nach meinen Befunden zu urteilen, muß immer zunächst die Oberfläche der Guanophoren vom Melanin bedeckt sein, ehe das schwarze Pigment auch die Lipophoren umgibt. Fälle, in denen das Melanin ein Xantholeukosom im ganzen umhüllte, ohne zwischen seine beiden Komponenten einzudringen, sind bis jetzt nicht beobachtet. Im allgemeinen scheint vielmehr die Expansion des schwarzen Pigments abgeschlossen, wenn es die Guanophoren umhüllt hat (vgl. hierzu auch Biedermanns Abbildungen a. a. O. Fig. 5 und 6, Tab. XI).

Ferner ist an Ficalbis Abbildungen bemerkenswert, daß im tiefschwarzen Zustand der Haut Verlagerungen und damit Form-

veränderungen der Lipophoren eintreten, ähnlich denen, die wir im gelben und grauen Zustand noch kennen lernen werden: in Figur 2, Tab. IV dieses Autors decken sich die seitlichen Grenzen von Guanophoren und Lipophoren wenigstens annähernd, in Figur 3 ebendort ist diese regelmäßige Anordnung schon gestört, und in Figur 4 vollends alternieren Lipophoren und Guanophoren miteinander.

Fassen wir unsere Befunde über das Verhalten der verschiedenen Chromatophoren im hell- und dunkelgrünen Zustand nochmals kurz zusammen, so ergibt sich folgendes.

Im hellgrünen Zustand sind die Melanophoren mäßig expandiert und schmiegen sich nur der Unterseite der Guanophoren an; in der Rückenhaut liegen sie so dicht, daß es hierbei zu einem fast geschlossenen schwarzen Untergrund für die darüber gelegenen Farbzellen kommt; in der Haut von der Dorsalseite der Hinterbeine bleiben dagegen beträchtliche Lücken in der schwarzen Pigmentlage. Die Guanophoren besitzen die Form von Bechern; in ihrer der Epidermis zugekehrten Höhlung nehmen sie die linsenförmigen Lipophoren auf. Diese Vereinigung je einer Guanophore mit einer Lipophore stellt ein Xantholeukosom (Lipoguanosom) dar. Benachbarte Xantholeukosomen sind durch Bindegewebslamellen voneinander geschieden. Dagegen dringt kein Bindegewebe zwischen die beiden Komponenten eines Xantholeukosoms ein.

Wie durch diese Uebereinanderordnung von Melanin, Guanin und Lipochrom die grüne Färbung zustande kommt, ist im Eingang dieses Abschnittes erörtert.

Im dunkelgrünen Zustand reichen die lappenförmigen Ausläufer der Melanophoren pigmenterfüllt, zwischen den Guanophoren gelegen, bis zum Unterrand der Lipophoren. Jede Guanophore wird daher jetzt auch seitlich von Melanin umhüllt. Die Melaninmäntel benachbarter Guanophoren sind durch die er-

wähnten Bindegewebslamellen voneinander geschieden. Die melaninerfüllten Ausläufer erscheinen in der Flächenansicht als ein die Guanophoren umsäumendes, doppelkonturiertes, dunkles Netz, das seine Farbe dem Grün beimengt. Die Expansion des Melanins bedingt eine Formveränderung der Guanophoren und Lipophoren: die ersten werden aus Bechern zu Zylindern, die nach unten gerundet nach oben quer abgestutzt endigen, die letzten aus bikonvexen Linsen zu Platten von annähernd überall gleicher Stärke. Mit der Gestaltsänderung der Zellen geht eine entsprechende Umformung der Kerne, bei den Guanophoren auch eine Verlagerung der Guaninkristalle einher. Die Zuordnung einer Lipophore zu einer Guanophore bleibt bestehen. Jede Melanophore versorgt immer mehrere Xantholeukosomen.

Aus dem dunkelgrünen Zustand geht der schwarze dadurch hervor, daß sich das Melanin auch über die Oberfläche der Guanophoren ausbreitet und weiterhin zwischen die Lipophoren eindringt und auch diese schließlich ganz umhüllt. Dabei scheinen nach Ficalbi weitere Formveränderungen und Verlagerungen der Lipophoren einzutreten.

b) Gelbe Hautfarbe.

Biedermann (a. a. O. S. 462, 464, 471), der sich am eingehendsten mit der Untersuchung des zitronengelben Zustandes (s. S. 418) beschäftigt hat — der Kürze halber will ich im folgenden einfach vom gelben sprechen — nimmt an, er unterscheide sich nur durch das Verhalten der Melanophoren wesentlich vom hellgrünen; diese befänden sich nämlich im Ballungszustand. Damit erklärt Biedermann in physikalisch einfachster Weise das Zustandekommen der gelben Färbung: der dunkle Untergrund schwindet, die Vorbedingung für die Entstehung der blauen Strukturfarbe ist somit nicht mehr gegeben und deshalb kommt der gelbe

Farbstoff der Lipophoren ausschlaggebend zur Geltung. Dieser an sich befriedigenden Deutung kann ich nicht ganz beistimmen, weil meine wiederholten, an überlebenden und fixierten Totalpräparaten sowie an Schnitten gemachten Beobachtungen damit nicht in Einklang zu bringen sind; denn auch das Verhalten der Lipophoren und Guanophoren ist wesentlich anders als im grünen Zustand!

Wie Biedermann finde ich die Melanophoren im gelben Zustand der Haut stark geballt, allerdings nur an einzelnen Zellen bis zu annähernder Abkugelung des Pigments; meist bleiben vielmehr kurze stumpfe Pigmentfortsätze bestehen, so daß die schwarzen Chromatophoren im Flächenbild der Haut als tiefdunkle, rundliche oder polygonale, bisweilen auch mit plumpen Fortsätzen ausgestattete Gebilde erscheinen. In diesem Zustand lassen sie selbst bei ihrer dichten Lagerung in der Rückenhaut ziemlich große Lücken zwischen sich frei, so daß von einem geschlossenen schwarzen Untergrund in der Tat nicht mehr die Rede sein kann (Fig. 22 und 23, Taf. XXII). Noch eindringlicher lehren das Schnittpräparate des gelben (Fig. 8, Taf. XX) im Vergleich zum hellgrünen Zustand der Haut. Die Melanophoren haben ihre Lage am Unterrand der Guanophoren unverändert beibehalten, säumen aber jene nicht mehr guirlandenartig ein, sondern stellen unregelmäßig abgerundete Pigmentmassen dar, die sich in weitem Abstand voneinander befinden. Der zentrale Zellteil ist merklich umfangreicher geworden, was sich aus dem Abströmen des Melanins aus den Ausläufern erklärt, die selbst dem Auge entschwunden sind.

Daß die Guanophoren sich anders verhalten als im grünen Zustand, zeigt schon ein Blick auf das nach einem Balsamtotaipräparat hergestellte Mikrophotogramm (Fig. 22, Taf. XXII). Während bei hellgrüner Färbung der Haut die Guanophoren, polygonal umrandet, zu einem epithelartigen Mosaik dicht zusammenschließen (Fig. 21, Taf. XXII), ist ihre Form bei gelber Hautfärbung unregelmäßig, gelappt oder ausgeschnitten, so daß zwischen den einzelnen Zellen Lücken auftreten, die das ganze Gefüge lockern. Damit hängt es auch zusammen, daß die Drüsenmündungen so wenig scharf umschrieben hervortreten. Die in Figur 22, Taf. XXII wiedergegebene Stelle zeigt das geschilderte Verhalten der Guanophoren in mittlerem Grade ausgeprägt; in dem bei schwächerer Vergrößerung aufgenommenen Uebersichtsbild (Fig. 23, Taf. XXII) macht es sich

stellenweise viel auffallender bemerkbar. In der Rückenhaut — die Photogramme beziehen sich auf die Haut der Dorsalseite des Oberschenkels — springt der Unterschied gegen den grünen Zustand nicht ganz so eindrucksvoll hervor; aber Schnitte (s. u.) ergeben ein wesentlich übereinstimmendes Verhalten von Rücken- und Schenkelhaut.

Eine aufmerksame Untersuchung solcher Balsampräparate überzeugt, daß in den zwischen den Guanophoren entstandenen Lücken Lipochrom gelagert ist, indem hier bisweilen die in Alkohol schwer löslichen Anteile des Lipophoreninhalts zurückbleiben. Viel deutlicher erweist das natürlich die Prüfung lebender frischer Hautstücke. Auch hier halten wir uns an erster Stelle an die für ein solches Verfahren geeignetere Haut der Schenkel. Bei starkem durchfallendem Licht betrachtet, bietet ein gelbes Hautstückchen einen sehr farbenprächtigen Anblick: die unregelmäßig geformten Anhäufungen der Guaninkristalle erstrahlen in lebhaften blaugrünem und rötlichen Interferenzfarben; dabei sind die Kristalle oft deutlich einzeln als kleine Plättchen zu erkennen (Fig. 4, Taf. XIX). Dieser Umstand ist zunächst darin begründet, daß infolge der Ballung der Melanophoren das Licht von unten her beim Eintritt in die Guanophoren weniger gehemmt ist als bei hellgrüner Hautfarbe, ferner aber auch darin, daß die Lipochromdecke auf deren Oberseite an Dicke gemindert oder ganz geschwunden ist (s. u.). So treten die Formen der Guaninkristalle bestimmter hervor und ihre Farben kommen reiner zur Geltung; jetzt ist auch in einzelnen Guanophoren die Stelle des Kernes als heller Raum wahrzunehmen.

Zwischen (d. h. also neben) den lebhaft und verschieden gefärbten Guanophoren lagern die reingelben Anhäufungen des Lipochroms und zwar so, daß immer eine Lipophore in engerer Beziehung zu einer Guanophore steht, so daß auch jetzt noch die beiden jeweils zu einem Xantholeukosom gehörigen Zellen kenntlich sind. Nur zwischen benachbarten Xantholeukosomen erscheint das helle, dem Bindegewebsgerüst entsprechende Netzwerk, das uns schon vom grünen Zustand her bekannt ist; Lipochrom und Guanin eines Xantholeukosoms dagegen berühren sich unmittelbar (Fig. 4, Taf. XIX). Dabei kann die Lipochrommasse der Anhäufung von Guaninkristallen nur einseitig anliegen oder sie zu einem größeren Teil umfassen. Nach der Ansicht im Flächenbild sollte man glauben, daß gar kein Lipochrom mehr sich über dem Guanin befände. Doch trifft das gemäß den Schnittbildern nur stellenweise zu. Wie in den

Guanophoren treten auch in den Lipophoren oft die Kerne als helle rundliche oder längliche Flecken hervor.

Die nunmehr geschaffene gegenseitige Lage von Guanin und Lipochrom ist vor allem leicht um die Drüsenmündungen herum festzustellen: während sie im grünen Zustand der Haut von Guaninmassen (bzw. Xantholeukosomen) allseits umrahmt waren, wechseln jetzt Lipophoren und Guanophoren in bunter Reihe miteinander ab (Fig. 4, Taf. XIX). Da aber das Lipochrom an Balsampräparaten (Fig. 22, Taf. XXII) nur undeutlich oder gar nicht sichtbar ist, erscheinen die Drüsenmündungen an solchen Präparaten so unregelmäßig und undeutlich umgrenzt, ganz entsprechend der Lage der allein kenntlichen Guanophoren.

Das für die gelbe Haut der Hinterbeine Gesagte gilt auch für die des Rückens. Figur 3 (Taf. XIX) gibt die Umgebung einer Drüsenmündung nach dem überlebenden Objekt wieder und zeigt ganz typisch das eben besprochene zierliche Bild. Bei der dichteren Lage der Farbzellen in der Rückenhaut tritt das helle Netz der Spalten nicht so gut hervor; doch lassen sich auch hier im allgemeinen aus der Form und gegenseitigen Lage der Lipophoren und Guanophoren die zu einem Xantholeukosom gehörigen Zellpaare herausfinden. Daß die einzelnen Guaninkristalle weniger deutlich unterscheidbar sind und auch nicht in so lebhaften Interferenzfarben aufleuchten, dürfte wohl neben der größeren Dicke der Guaninmassen damit zusammenhängen, daß verhältnismäßig mehr Lipochrom über den Guanophoren zurückgeblieben ist.

Eine flüchtige Betrachtung eines Schnittes durch die gelbe Rückenhaut (Fig. 8, Taf. XX) zeigt bereits, daß außer der Ballung der Melanophoren sich Veränderungen an Guanophoren und Lipophoren vollzogen haben. Denn die regelmäßige Uebereinanderschichtung der drei am Farbwechsel beteiligten Pigmente bzw. Chromatophoren ist verschwunden oder wenigstens gestört. Nur hier und da findet sich ein Xantholeukosom mit linsenförmiger Lipophore und becherartiger Guanophore. In der Regel lassen sich keine bestimmten Formen für Lipophoren und Guanophoren mehr angeben: die Lipophoren keilen sich mehr oder minder vollständig zwischen die Guanophoren ein, und so nehmen beiderlei Zellarten wechselnde Gestalt an. Häufig halten die Lipophoren den Kontakt mit der Epidermis (bzw. der kollagenen Grenzlamelle) in breiter Fläche ein; aber sie überdecken nur in dünner

Schicht die Guanophoren und schieben sich verschmälernd mit der größeren Masse ihres Zelleibes zwischen benachbarte Guanophoren (Fig. 13, Taf. XXI). Dieser keilförmige Teil der Zelle umschließt den Kern und endigt entweder zugespitzt oder abgerundet noch zwischen den Guanophoren oder reicht, sie ganz auseinander drängend, bis zu den Melanophoren. Bei der Verlagerung der Lipophoren geht ihr Kern stets voran, das ihm nahe gelegene Zentriol folgt, d. h. bleibt näher der Epidermis (Fig. 13, Taf. XXI). Da immer eine dünne Schicht des Lipochroms über den Guanophoren verbleibt, treten die letzten niemals unmittelbar mit der Epidermis in Berührung, wenn es auch bei schwachen Vergrößerungen manchmal so scheinen mag. Da die Hauptmasse der Pigmentkörnchen aber die Verlagerung des ansehnlicheren Teiles der Zelle mitmacht, so erklärt sich, daß im Flächenbild nichts davon über den Guanophoren wahrzunehmen ist. An Schnitten läßt sich die Zugehörigkeit einer Lipophore zu einer bestimmten Guanophore viel schwerer feststellen als im Flächenbild.

Zusammengefaßt lauten unsere Befunde über das Verhalten der Farbzellen beim gelben Zustand der Haut etwa folgendermaßen: Die Melanophoren sind geballt. Die Lipophoren liegen nur mit dem geringsten Teil ihres Zelleibes über den Guanophoren; vielmehr keilen sie sich mit ihrem größeren Abschnitt, der Kern, Zentriol und den überwiegenden Teil des Lipochroms enthält, tief zwischen die Guanophoren ein, könnendiese ganz auseinander drängen und so bis zu den Melanophoren reichen. Diese Anordnung der beiderlei Zellen prägt ihnen gegenüber dem grünen Zustand der Haut eine unregelmäßige Form auf und äußert sich im Flächenbild durch ein Nebeneinander von Guanin und Lipochrom, wobei aber in der Regel noch die zu einem Xantholeukosom gehörigen Anteile festgestellt werden können.

In Biedermanns Darstellung finde ich einige Hinweise, die ich im Sinn meiner Beobachtungen über die gegenseitige Lage von Guanin und Lipochrom beim gelben Zustand deuten möchte. Der Autor (a. a. O. S. 465) bemerkt, daß bei gelber Hautfarbe die Interferenzkörnchen in auffallendem Licht lebhaft glitzern und locker

gelagert seien; dieser Umstand, den Biedermann allerdings im Gegensatz zum grauen (nicht zum grünen) Zustand hervorhebt, dürfte aus der Verminderung der über den Guanophoren gelegenen Lipochrommassen zu erklären sein. Ferner aber bildet genannter Forscher in einer Darstellung des gelben Zustandes der Haut (Fig. 1 seiner Taf. XI) 3 bis 4 „Interferenzzellen“ ab, in denen das gelbe feinkörnige Lipochrom neben den viel größeren Guaninkristallen liegt. Auch Fig. 3 a. a. O., die ein ähnliches Präparat, aber nach Zerstörung des Guanins durch Kalilauge, wiedergibt, ließe wohl den Schluß zu, Guanin und Lipochrom deckten sich im gelben Zustand nicht; denn man sollte doch erwarten, die Lipochrommassen entsprechend den Polygonen der Interferenzzellen verteilt zu finden; genannte Abbildung dagegen zeigt das Lipochrom sehr unregelmäßig angeordnet. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die eingreifende Behandlung mit Kalilauge wohl kaum die feineren, histologischen Verhältnisse unverändert läßt.

Nach Ehrmann (a. a. O. S. 589) soll dem gelben (wie dem grünen) Zustand die „gelbe Position“ der Xantholeukophoren zukommen (vgl. S. 429). Doch erwähnt er beim Blauwerden grauer Haut durch Auflegen eines Kochsalzkristalls ein Verhalten der Lipophoren und Guanophoren, das unserer Schilderung entspricht (S. 537): „Die Beimischung von Gelb erklärt sich aus der Betrachtung der hellen Pigmentzellen. Die sonst polygonalen Zellkörper, welche das gelbe Pigment mit weißem gemischt enthalten, sind nicht mehr polygonal, sondern sie zeigen stärkere Ausbuchtungen, die an einzelnen Stellen sich sogar abschnüren können, wie zu einem eigenen Protoplasma Körper, und diese Ausbuchtungen enthalten nun bloß gelbes Pigment.“ Ein Blick auf die zugehörige Abbildung bei Ehrmann (Fig. 9 seiner Taf. XI) lehrt wohl sicher, daß auch hier Guanophoren und Lipophoren nebeneinander liegend beobachtet wurden.

Durch meine neuen Befunde wird die Erklärung des Zustandeskommens der gelben Färbung nur wenig geändert. Infolge der Ballung des Melanins wird der geschlossene schwarze Untergrund vernichtet und damit die Möglichkeit zur Erzeugung der blauen Strukturfarbe genommen. Nur soweit Lipochrom und Guanin sich über den geballten Melanophoren befinden, kann noch eine grüne Färbung entstehen, die sich der gelben Hauptfärbung beimischt und so den zitronengelben Ton bedingt. Wo aber die

Guanophoren über dem hellen, farblosen Gewebe der Kutis gelegen sind, müssen sie im auffallenden Licht weißlich erscheinen. Denn wenn auch jetzt an den Guaninkristallen überwiegend die blauen Strahlen reflektiert werden, so wird andererseits das hindurchgelassene, langwellige Licht an dem weißen Hintergrund zurückgeworfen und mischt sich den kurzwelligen Strahlen wieder bei. So entsteht dann wiederum weisses Licht. Die Lipophoren also bestimmen unter solchen Umständen hauptsächlich die Färbung der Haut, mögen sie nun über oder neben den Guanophoren gelagert sein. Bedeutungsvoll ist unsere Feststellung über das Verhalten der Farbzellen im gelben Zustand der Haut dadurch, daß mit ihr die Sonderstellung, die bisher dem grauen Zustand eigen war, beseitigt wird oder wenigstens mehr ausgeglichen erscheint. Das wird sich aus den im folgenden Abschnitt zu schildernden Tatsachen ergeben.

c) Graue Hautfarbe.

Wie die grüne Hautfarbe erscheint auch die graue in verschiedenen Abschattierungen zwischen einem hellen Silbergrau und einem dunklen Grauschwarz, ferner in Uebergängen nach Grün hin.

Nach Biedermann (a. a. O. S. 463) zeigt ein silbergraus Hautstückchen, frisch untersucht, bei auffallendem Lichte und schwacher Vergrößerung ein Mosaik von mattgrauen durch ganz schmale schwarze Konturen begrenzte Feldchen, die den Interferenzzellen entsprechen; nach Entfernung der Epidermis in Glycerin untersucht, biete sich ein Bild dar, das in sehr auffälliger Weise von dem verschieden sei, das unter sonst gleichen Umständen, die Haut eines hellgelben Laubfrosches aufweist: das gelbe Pigment liegt nicht mehr ausgebreitet über dem Guanin sondern füllt, zu rundlichen Klumpen geballt, die Zwischenräume zwischen den scheibenförmigen Konglomeraten der Interferenzkörner. In jeder Zelle hat sich das gelbe Pigment zu einem Klumpen geballt, den man an den meisten Stellen von einer ungefärbten, feinkörnigen Plasmamasse umschlossen und den Interferenzkörnern dicht angelagert findet (S. 464). Die Interferenzkörner sind dichter gelagert als im hellgelben Zustand und damit geht eine, wenn auch nicht sehr auffallende Verkleinerung der Zelle Hand in Hand (S. 465). In den Ausführungen Biedermanns liegt insofern ein Widerspruch, als nach den schmalen

schwarzen Konturen der Interferenzzellen (s. o.) eine, wenn auch nicht sehr starke *Expansion* der Melanophoren anzunehmen ist, während *Biedermann* später (S. 465) angibt, das schwarze Pigment sei wie bei der gelben Färbung *geballt*. In der Abbildung 2, Taf. XI bei *Biedermann* sind die Melanophoren zum Teil aber ziemlich stark expandiert!

Ehrmann (a. a. O. S. 529) erklärt den grauen Zustand dadurch, daß das gelbe Pigment in die Tiefe tritt und sich mit dem weißen in den „Xantholeukophoren“ mischt („graue Position“). In der Abbildung, welche diesen Zustand darstellt, sind die Melanophoren expandiert (Fig. 1, Taf. XI).

Ficalbi schildert den blaugrau-aschfarbenen Zustand der Haut folgendermaßen. Die gelben Chromatophoren haben sich soweit zusammengezogen, daß sie kleine Massen von intensiv gelber Farbe bilden, die den größten Teil der Oberfläche der violetten Chromatophoren (= Guanophoren) frei lassen; deren „Pigmentkörnchen“ bieten nun ihre Farbe dar. Indem die Melanophoren dabei entweder geballt oder expandiert sind, kommt ein helleres Grau oder ein dunkles Grauschwarz zustande. Wie aus diesen Ausführungen *Ficalbi*s hervorgeht, und auch durch seine Abbildungen (Fig. 5 und 10, Taf. IV) bestätigt wird, nimmt der Autor im grauen Zustand der Haut kein Nebeneinander sondern ein *Uebereinander* von (geballtem) Lipochrom und Guanin an.

Untersuchen wir zunächst ein *lebendfrisches* Stückchen der Rückenhaut eines grauen Frosches; das zur Abbildung (Fig. 5, Taf. XIX) verwendete Tier war nicht ganz einheitlich gefärbt, sondern stellenweise auf erzfarbenem Grund fein grün gesprenkelt. In dem Verhalten von Guanin und Lipochrom zeigt das Bild eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem gelben Zustand (Fig. 4, Taf. XIX). Wie dort, aber infolge des gleich zu besprechenden Verhaltens der Melanophoren noch auffallender, macht sich das *Nebeneinander* von Guanin und Lipochrom bemerkbar. Die Guanophoren sind etwas unregelmäßig gestaltet und werden von den Ausläufern der Melanophoren soweit umgriffen, daß nur der mittlere Teil ihrer Oberfläche frei bleibt. Die Ausläufer erscheinen als kleinere oder größere Flecken, die vom Rand der Guanophoren ausgehen, deren Zusammenhang mit den tiefer gelegenen Zellkörpern der Melanophoren durch Einstellen mit der Mikrometerschraube verfolgbar ist. Da somit jede Guanophore gewissermaßen in einer

Melaninhülle steckt, wird es verständlich, warum die Guanophoren im ganzen so dunkel erscheinen, und die Interferenzfarben der Guaninkristalle nur schwach zum Vorschein kommen. Diesen vom Melanin umsponnenen Guanophoren liegen nun einseitig kleine, intensiv gelbe Pigmentmassen an, die Lipophoren, in denen hier und da die hellere Stelle des Kernes zu erkennen ist. In der Regel bleiben die beiden zu einem Xantholeukosom zusammengefügt Zellen wohl kenntlich, indem die einander zugehörigen Lipochrom- und Guaninanteile sich unmittelbar berühren, während die Xantholeukosomen im ganzen durch das bekannte helle Netzwerk getrennt sind. Man sollte nach dem Flächenbild schließen, daß die Guanophoren auf ihrer Oberfläche ganz frei von Lipochrom sind; das wird aber durch die Schnittbilder nur zum Teil bestätigt. Ganz entsprechend der Schilderung Biedermanns konnte ich beobachten, daß der gelbe Farbstoff in den Lipophoren sich ballt (um das Zentriol herum?) und dadurch nur dieser Teil der Zelle leicht sichtbar wird, der übrige dagegen mit feinkörnigerem, schwächer gefärbtem Inhalt dem Auge entgeht; er ist es aber, der bisweilen über den Guanophoren liegen bleibt.

Figur 9, Taf. (XX) gibt ein Schnittbild des grauen (grau-grünen) Zustandes der Haut. Das Pigment der Melanophoren ist durchweg expandiert und läßt die Guanophoren nur oberseits und auch hier in der Regel nicht völlig frei. Die etwas unregelmäßig kugelige Form der Guanophoren wird durch die Lipophoren bedingt, die sich zwischen jene mehr oder minder tief einkleinen. Dabei bieten die Lipophoren oft Formen dar, wie sie uns vom gelben Zustand her bekannt sind, d. h. sie behalten in breiter Fläche den Kontakt mit der kollagenen Grenzlamelle der Epidermis, verlagern aber Kern, Zentriol und Pigment mehr in die Tiefe. So gewahrt man in Figur 14, Taf. XXI eine Lipophore, die sich tief zwischen die benachbarten Guanophoren eingeschoben hat; durch einen kleinen, der rechten Guanophore aufgelagerten Teil ihres Zellkörpers bewahrt sie noch die Berührung mit der Epidermis; der Ort des geballten Pigments verrät sich durch eine undeutlich gekörnte Stelle über dem Kern; dieser letzte liegt unten in der Zelle, dicht über dem Melanin; eine kleine Partie der Lipophore drängt sich schon unter die rechte Guanophore ein. Gelegentlich stößt man auf Guanophoren, die auch oberseits ganz von Melanin umhüllt sind (Fig. 15, Taf. XXI), ein Zustand, der gleich noch genauer zu be-

sprechen ist. Nicht immer braucht die Verlagerung der Lipophoren so weit zu gehen, wie oben geschildert ist. Begegnet man doch bisweilen Lipophoren, die stark abgeplattet, ihren Kern über den Guanophoren gelagert zeigen (Fig. 15, Taf. XXI rechts).

Sehr eindrucksvoll sind auch Flachschnitte durch die Haut im grau(grün)en Zustande (Fig. 16, Taf. XXI). Die Guanophoren erscheinen als große rundlich polygonale Gebilde, deren jedes von einem dunklen Melaninrahmen umfaßt wird; wo daher zwei Guanophoren unmittelbar aneinanderstoßen, ist der Rahmen doppelt, was allerdings bei dem dichten Aufeinanderliegen der den beiden benachbarten Guanophoren zugehörenden Melaninmassen nicht überall in der Abbildung zu erkennen ist. Zwischen diesen großen Maschen zerstreut gewahrt man hier und da andere kleinere, die von je einer Lipophore erfüllt werden. Bemerkenswert ist an diesen Zellen, daß ihr Kern sich meist seitlich im Zelleib hält; die Mitte wird vom Pigment eingenommen. Im Gegensatz zu den Guanophoren ist der Melaninrahmen der Lipophoren gegen benachbarte Guanophoren immer nur einfach; richtiger gesagt, es kommt ihnen überhaupt keine nähere Beziehung zu den Ausläufern der Melanophoren zu, diese halten sich vielmehr einzig an die Guanophoren. Diese Ueberzeugung gewinnt man auch bei Betrachtung des Flächenbildes Fig. 5, (Taf. XIX) und der Querschnitte (Fig. 9, Taf. XX und Fig. 14, Taf. XXI); sie kommt auch in der schönen Abbildung Biedermanns (Fig. 6 seiner Taf. XI) zum Ausdruck.

Das beschriebene Verhalten der Farbzellen bei der grauen Hautfarbe kann nach zwei Richtungen hin noch eine Steigerung erfahren. Zunächst kann die Expansion der Melanophoren solche Fortschritte machen, daß das schwarze Pigment allseits die Guanophoren umgibt; dieser schon eben kurz erwähnte Zustand ist in Fig. 10 (Taf. XX), dem Querschnitt der Rückenhaut eines grauschwarzen Laubfrosches, sehr deutlich ausgesprochen. Die ganz von den Ausläufern der Melanophoren umschlossenen Guanophoren haben eine fast kugelige, nur oberseits leicht abgeflachte Form angenommen, und im Zusammenhang damit ist ihr Kern, der in den bislang geschilderten Fällen mehr oder weniger im unteren Teil der Zelle lag, in ihre Mitte gerückt. Das lehren auch die bei stärkerer Vergrößerung hergestellten Abbildungen 17 und 18 (Taf. XXI). An ihnen tritt ebenfalls klar hervor, daß die Melaninrahmen nur den Guanophoren, nicht etwa auch den Lipophoren zukommen.

Sind die Guanophoren vollkommen vom Melanin umhüllt, so wird die Haut schwarz erscheinen. Doch unterscheidet sich dieses aus dem grauen Zustand hervorgegangene Schwarz nach dem Verhalten der Farbzellen nicht unwesentlich von dem aus Grün entstandenen (vgl. S. 436, F i c a l b i).

Ferner aber kann auch die Verlagerung der Lipophoren so weit gehen, daß sie sich ganz zwischen den Guanophoren durchquetschen und damit u n t e r den Melanophoren erscheinen (Fig. 17, 18, Taf. XXI, auch Fig. 10, Taf. XX). Da jetzt den Zellen wieder mehr Raum nach den Seiten hin zur Verfügung steht, dehnen sie sich nach dieser Richtung hin aus und schmiegen sich von unten her den Melanophoren an. Ihr Kern liegt meist am Rande des Zelleibes, das Zentriol in der Mitte (Fig. 17 und 18, Taf. XXI). Wo die Lipophoren so die Berührung mit der Epidermis ganz aufgeben, treten die Guanophoren bzw. die umhüllenden Melaninmassen in unmittelbaren Kontakt mit der kollagenen Grenzlamelle (Fig. 10 links, Taf. XX, Fig. 18, Taf. XXI). Doch bildet sich eine so weitgehende Verlagerung der Lipophoren immer nur stellenweise aus, und derartige Partien wechseln im gleichen Schnitt mit anderen ab, in denen auf die Oberhaut zunächst nach innen eine, wenn auch dünne Schicht von Lipophoren folgt (Fig. 10, Taf. XX, Fig. 17, Taf. XXI).

Schließlich ist noch zu bemerken, daß der graue Zustand der Haut nicht nur verschiedene hellere und dunklere Abschattierungen aufweisen kann, sondern daß er auch bei gesprenkelten Tieren mit dem grünen vereint auftritt. In solchen und ähnlichen Fällen handelt es sich um eine verschiedene Einstellung der Farbzellen an den wechselnden Hautstellen. Weil unter derartigen Umständen natürlich vielerlei Uebergangsstufen in den Grenzgebieten verschieden gefärbter Hautbezirke vorkommen, sind die Schnittbilder nicht so typisch, als wenn nur e i n e Farbe den gesamten dem Farbwechsel unterlegenen Teil der Haut beherrscht, und es hält manchmal schwer nach dem Schnittbild anzugeben, welche Farbe der gerade vorliegenden Stelle zukam. Fig. 19 (Taf. XXI) stellt einen Schnitt durch die grau (bronzefarbig) und grün gesprenkelte Rückenhaut eines erwachsenen Laubfrosches dar. Auf dem kleinen Raum finden wir die Farbzellen in den mannigfachsten Zuständen, die M e l a n o p h o r e n teils die Guanophoren ganz umhüllend, teils ihre Oberfläche frei lassend, die L i p o p h o r e n teils über, teils unter den Melanophoren, und daher die G u a n o p h o r e n teils in unmittelbarer Be-

rührung mit der kollagenen Grenzlamelle, teils nur durchs Melanin von ihr geschieden, teils durch die Lipophoren von ihr getrennt.

Unsere Feststellungen über den grauen Zustand der Haut lauten gemäß den vorstehend mitgeteilten Beobachtungen etwa folgendermaßen:

Die Melanophoren sind stets mehr oder minder expandiert, und umspannen mit ihren Ausläufern die Guanophoren (nicht die Lipophoren); bei starker Dunkelung der Haut ist auch die Oberseite der Guanophoren vollkommen vom Melanin bedeckt. Unter diesem Einfluß der Melanophoren runden sich die Guanophoren kugelig ab und ihr Kern tritt in die Mitte des Zelleibes. Die Lipophoren zeigen wie im gelben Zustand der Haut die Neigung, sich zwischen die Guanophoren einzukeilen, ja sie durchbrechen teilweise deren Schicht vollkommen und können so noch unter den Melanophoren erscheinen. Daher bieten sich auch im Flächenbild ähnlich wie bei der gelben Hautfärbung Lipochrom und Guanin nebeneinander dar; doch ist der gelbe Farbstoff stärker in den Lipophoren geballt (um das Zentriol?). In der Flächenansicht lassen sich die beiden zu einem Xantholeukosom zusammengehörigen, verschiedenartigen Zellen noch wohl unterscheiden; im Schnittbild ist das kaum mehr möglich, insbesondere wenn die Lipophoren unter den Melanophoren liegen. Mit der Entfernung des Lipochroms von der Oberfläche der Haut treten die Guanophoren bzw. ihre Melaninhüllen in unmittelbare Berührung mit der kollagenen Grenzlamelle.

Vergleichen wir unseren Befund mit dem von Biedermann (s. o. S. 444), so ergibt sich eine weitgehende Uebereinstimmung hinsichtlich der Ballung und Lage des Lipochroms; andererseits verstehen wir aber auch jetzt besser Ehrmanns Angabe — das gelbe Pigment trete in die Tiefe und mische sich mit den weißen — aus der geschilderten Verlagerung der Lipophoren. Ficalbis

Abbildung 10 seiner Tafel IV gibt insofern die Verhältnisse nicht richtig wieder, als die geballten Lipophoren auf den Guanophoren liegen bleiben; auch in dem entsprechenden Schnittbild (Fig. 5) kommt die Einkeilung der Lipophoren zwischen die Guanophoren kaum zum Ausdruck.

Physikalisch erklärt sich das Zustandekommen der grauen Hautfärbung aus der alleinigen Wirkung der Guanophoren und Melanophoren nach der Ausschaltung des gelben Lipochroms infolge Ballung und Verlagerung in die Tiefe. Eine Fläche erscheint bekanntlich grau, wenn sie einen Teil des auffallenden weißen Lichtes (und zwar gleichmäßig in allen Wellenlängen) absorbiert, somit weniger weißes Licht zurückwirft als sie empfängt. Ein solches Grau kann je nach der Art Fläche farblos oder farbig getönt sein. Die Absorption dieses Bruchteiles des auffallenden Lichtes wird beim grauen Zustand der Haut offenbar durch die expandierten Melanophoren bedingt. Die Anwesenheit der Guaninkristalle dagegen bestimmt den „eigentümlich seidenartigen Glanz“ (Biedermann) oder die Erzfarbe. Ein vollkommen farbloses Grau ist wohl beim Laubfrosch nie vorhanden; immer zeigt es leichte Beimengung von Grün oder auch von Blau, sofern die Haut nicht sehr stark gedunkelt ist. Das weist darauf hin, daß stellenweise die Möglichkeit zur Entstehung von Grün bzw. Blau noch gegeben ist. Nach dem Schnittbild Figur 9 (Taf. XX) versteht man ohne weiteres, daß noch an manchen Stellen Melanin, Guanin und Lipochrom derart übereinander geschichtet sind, daß Grün erzeugt werden muß; daher die graugrüne Färbung des betreffenden Tieres. Wenn aber, wie in Figur 10 (Taf. XX) die Lipophoren größtenteils in die Tiefe verlagert sind, und die Melanophoren, stärker expandiert, die Oberfläche der Guanophoren bedecken, kommt die gelbe Pigmentfarbe des Lipochroms und die blaue Strukturfarbe der Guaninkristalle nicht mehr zur Geltung, und damit fällt der grünliche Schimmer, der dem hellen Grau anhaftet, fort.

Bemerkungen zur Mechanik der Veränderungen an den Chromatophoren.

Schon in einem früheren Abschnitt (s. S. 424) wurde darauf hingewiesen, daß die Tätigkeit der Melanophoren, die Expansion und Ballung des schwarzen Pigmentes, uns wesentlich auf intrazellulären Körnchenströmungen zu beruhen

scheint, die auf das zelluläre Zentrum orientiert sind. Diesen Standpunkt teilte bereits B i e d e r m a n n , und wenn ich auch zu seiner Stütze gerade für den Laubfrosch keine neuen Tatsachen beibringen kann — es sei denn der Nachweis des Zentriols in den Melanophoren —, so möchte ich doch nochmals auf meine Beobachtungen über pigmentfreie Ausläufer an den Melanophoren bei *Rana* hinweisen, deren Verallgemeinerung auf *Hyla* mir nicht bedenklich erscheint. Jedoch sind jedenfalls weitere Untersuchungen über diesen Punkt bei *Hyla* wünschenswert.

Die Formveränderungen, welche die Guanophoren bei den verschiedenen Zuständen der Hautfarbe zeigen, die sich auch in der Form und Lage ihrer Kerne und in der Art der Schichtung der Guaninkristalle äußern, halte ich nicht für eine aktive Tätigkeit dieser Zellen, sondern für passive Deformation, hervorgerufen durch das wechselnde Spiel der Melanophoren (s. S. 434).

Eine solche Auffassung ist aber für die an den Lipophoren festzustellenden Veränderungen nur in geringem Umfang zulässig, sofern es sich nämlich um die Abplattung dieser Zellen bei den dunkelgrünen und ähnlichen Zuständen der Haut handelt (s. S. 435). Die Ballung des Lipochroms dagegen, wie sie beim gelben und noch viel ausgesprochener beim grauen Zustande der Haut eintritt, muß als eine intrazelluläre Körnchenströmung gelten, ganz vergleichbar derjenigen in den Melanophoren, ist sie doch auch wahrscheinlich gleich dieser auf das Zentriol gerichtet. Bei Fischen hat B a l l o w i t z ¹⁾ zeigen können, daß die Bewegungserscheinungen der Pigmentgranula in den Erythrophoren (= roten Lipophoren) wesentlich mit denen der Melanophoren übereinstimmen.

Ferner glaube ich, daß man aus den Verlagerungen der Lipophoren zwischen oder gar unter die Guanophoren den Schluß ziehen muß, daß ihnen außerdem die Fähigkeit amöboider Bewegung zukommt. Jedenfalls kann es sich hierbei nicht um eine deformierende Wirkung der Expansion oder Ballung des Melanins handeln; denn wir finden die Lipophoren sowohl im gelben wie im grauen Zustand — also sowohl bei geballtem wie bei expandiertem Melanin — zwischen die Guanophoren eingekeilt. Es ist bemerkenswert, daß der Uebergang von Grün zu Gelb oder umge-

¹⁾ Ueber Erythrophoren in der Haut der Seearbe *Mullus L.* und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigmentes. Nach Beobachtungen an der lebenden Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, 1913.

kehrt sich verhältnismäßig schnell vollzieht, daß dagegen der Wechsel von Grün in Grau oder in entgegengesetzter Reihenfolge viel mehr Zeit erfordert. Sollte dieser Umstand nicht daraus zu erklären sein, daß die im letzten Falle weiter fortgeschrittenere Verlagerung der Lipophoren, rein mechanisch betrachtet, viel schwieriger rückzubilden ist?

Erstaunlich bleibt es immerhin, daß solche Zustände im Verhalten der Farbzellen wie der gelbe und vor allem der graue Zustand, die durch eine weitgehende Lockerung der beiderlei zu einem Xantholeukosom vereinten Chromatophoren gekennzeichnet wird, wieder zu der außerordentlich regelmäßigen Lagerung der Farbzellen im grünen Zustand zurückkehren können. Man dürfte wohl nicht fehlgehen, wenn man wenigstens einen Teil der hierfür nötigen Einrichtung in den bindegewebigen Hüllen sieht, die jedes Xantholeukosom umgeben und gewissermaßen verhindern, daß bei den geschilderten Verlagerungen und Formveränderungen die beiderlei Zellen einander ganz verlieren.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XIX.

Alle Abbildungen sind nach dem überlebenden Objekt, Hautstücken des Laubfrosches (*Hyla arborea*), bei starker durchfallender Beleuchtung unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt. Vergr. 500 : 1 (Zeiß' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8; Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm).

Fig. 1. Hellgrünes Hautstück von der Dorsalseite des Unterschenkels eines 2 cm langen Laubfrosches. Lipophoren und Guanophoren decken sich vollkommen und erscheinen als Vielecke, die nur schmale Spalten zwischen sich frei lassen. Die Guaninkristalle schimmern rötlich unter dem gelben Lipochrom. Die in der Tiefe gelegenen und daher nur verschwommen erkennbaren Melanophoren sind mäßig expandiert, bilden keinen lückenlosen schwarzen Untergrund. Zwei Drüsenmündungen im Bild enthalten.

Fig. 2. Dunkelgrünes Hautstück vom Rücken eines 2 cm großen Laubfrosches. Lipophoren und Guanophoren in vollkommener Deckung, umrahmt von den Ausläufern der Melanophoren; da die letzten einen fast geschlossenen dunklen Unter-

grund liefern, machen sich die Interferenzfarben der Guaninkristalle weniger bemerkbar; daher wurden nur die Lipochrommassen dargestellt. Eine Drüsenmündung sichtbar.

- Fig. 3. Gruppe von Lipophoren und Guanophoren aus einem zitronengelben Hautstück vom Rücken eines 2 cm großen Laubfrosches um eine Drüsenmündung herum.
- Fig. 4. Zitronengelbes Hautstück von der Dorsalseite des Oberschenkels eines 2 cm großen Laubfrosches. Die Melanophoren, stark geballt, in weiten Abständen voneinander. Guanin und Lipochrom größtenteils nebeneinander, aber die beiden zu einem Xantholeukosom gehörigen Zellen oft kenntlich. Eine Drüsenmündung ist zu sehen.
- Fig. 5. Erzfärben (und grün gesprenkeltes) Hautstück vom Rücken eines älteren Laubfrosches. Guanin und stark geballtes Lipochrom nebeneinander, Xantholeukosomen aber gut kenntlich. Guanophoren von den Ausläufern der Melanophoren umspinnen.

Taf. XX.

Alle Abbildungen sind nach 10 μ dicken Querschnitten der mit Flemmings starkem Gemisch fixierten Rückenhaut des Laubfrosches unter Benützung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt. Färbung Thionin und Eosin (nur Fig. 7 polychromes Methylenblau und Eosin). Vergr. 500 : 1 (Zeiß Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8, nur Abbildung 9 Apochromat 2 mm N.A. 1,3 und Komp.-Okular 4; Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm).

- Fig. 6. Hellgrüne Rückenhaul eines älteren Laubfrosches: nach innen von der Epidermis die Lipophoren in Form bikonvexer Linsen, darunter (im Schnitt halbmondförmig) die Becher der Guanophoren, jede eine Lipophore umfassend und mit ihr ein Xantholeukosom bildend, zu unterst die mäßig expandierten Melanophoren guirlandenartig die Guanophoren umsäumend.
- Fig. 7. Dunkelgrüne Rückenhaul eines 2 cm großen Laubfrosches: unmittelbar unter der Epidermis die Lipophoren als bandartige Zone plattenförmiger Zellen; nach innen folgend die zylindrischen Guanophoren, mit ihren seitlichen Grenzen mit den ersten zusammenfallend. Blattartige Fortsätze der Melanophoren — einer ist von der Fläche sichtbar — dringen zwischen den Guanophoren bis zum Unterrand der Lipophoren ein.
- Fig. 8. Zitronengelbe Rückenhaul eines 2 cm großen Laubfrosches: Lipophoren und Guanophoren zeigen nur hier und da das für den hellgrünen Zustand charakteristische Aussehen der Xantholeukosomen; meist schieben sich die unregelmäßig geformten Lipophoren zwischen die Guanophoren ein. Melanophoren stark geballt.
- Fig. 9. Grau(grüne) Rückenhaul eines älteren Laubfrosches. Lipophoren unregelmäßig gestaltet, zwischen die Guanophoren einge-

keilt, diese von den Fortsätzen der Melanophoren mehr oder weniger vollständig umhüllt.

- Fig. 10. Graue, schwarzgefleckte Rückenhaut eines älteren Laubfrosches. Lipophoren abgeplattet, in dünner Schicht unter der Epidermis, oder zwischen die Guanophoren eingekeilt oder unter den Guanophoren und Melanophoren. Die Melanophoren umgreifen mit ihren Ausläufern die Guanophoren.

Taf. XXI.

Mit Ausnahme des Flachschnittes Fig. 16, sind alle Abbildungen 10 μ dicken Querschnitten der mit Flemmings starkem Gemisch fixierten Rückenhaut des Laubfrosches unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entnommen; nur die in der Kutis gelegenen Farbzellen selbst sind dargestellt. Färbung: Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (bei dem Präparat für Fig. 16 Thionin und Eosin). Vergr. 1000 : 1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N.A. 1,30 und Komp.-Okular 8; Entfernung der Zeichenebene von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm), bei Fig. 16 Vergr. 500 : 1 (Apochromat 2 mm N.A. 1,3 und Komp.-Okular 4).

- Fig. 11. Verhalten der Farbzellen beim hellgrünen Zustand: typische Xantholeukosomen auf den dunklen Untergrund der Melanophoren. Die Bindegewebslamellen, die von der kollagenen Grenzlamelle aus zwischen benachbarte Xantholeukosomen eindringen, gut sichtbar.
- Fig. 12. Verhalten der Farbzellen beim dunkelgrünen Zustand. Die schwarzes Pigment enthaltenden Ausläufer, von denen die beiden mittleren ihre Doppelnatur erkennen lassen, gehen von einer Melanophore aus und umgreifen die zylindrischen Guanophoren; in diesen bleibt nach Auflösen der Kristalle das plasmatische Gerüst zurück, stellenweise mit dunkleren Zügen. Die Grenzen der Lipophoren korrespondieren mit den feinen Spalten in den Doppelausläufern der Melanophoren.
- Fig. 13. Verhalten der Farbzellen beim zitronengelben Zustand. Eindringen der Lipophoren zwischen die Guanophoren; in den beiden mittleren Lipophoren die Zentren (Diplosom) sichtbar; auch in der zweiten Guanophore von links Zentriol kenntlich.
- Fig. 14 und 15. Verhalten der Farbzellen beim grau(grünen) Zustand; Fig. 14 Oberfläche der Guanophoren noch frei von Melanin; eine Lipophore tief zwischen die beiden Guanophoren eingekeilt; Fig. 15 Guanophoren ganz vom Melanin umrahmt, Lipophoren abgeplattet über ihnen oder zwischen sie eingedrungen.
- Fig. 16. Flachschnitt der Haut im grau(grünen) Zustand: die kleineren Lipophoren zerstreut zwischen den größeren vom Melanin umrahmten Guanophoren. Eine Drüsenmündung quer getroffen.
- Fig. 17. und 18. Verhalten der Farbzellen im grauen, schwarzgefleckten Zustand. Fig. 17 zwei Lipophoren unter der kollagenen Grenzlamelle, eine unter der Guanophorenschicht, in

allen Zentren sichtbar; Fig. 18. Guanophoren stoßen mit ihrem Melaninrahmen unmittelbar an die kollagene Grenzlamelle, unter ihnen Lipophore mit Zentriol.

Fig. 19. Verhalten der Farbzellen beim erzfarbenen (und grün gesprenkelten) Zustand der Haut. Guanophoren teils unmittelbar, teils mit ihrem Melaninrahmen an die kollagene Grenzlamelle reichend; eine Lipophore (mit Zentriol) zwischen die Guanophoren eingeklemt, eine andere unter den Guanophoren und Melanophoren.

Fig. 20. Eine siebenkernige Guanophore.

Taf. XXII.

Mikrophotogramme nach ungefärbten, mit Alkohol fixierten Balsamtalpräparaten der Haut des Laubfrosches. Vergr. bei Fig. 21, 22, 26 = 220 : 1 (Zeiß' Apochromat 16 mm und Komp.-Okular 8), bei Fig. 23—25 = 90 : 1 (Leitz' Obj. 2 und Okular 3).

Fig. 21. Hellgrünes Hautstück von der Oberseite des Hinterbeines eines 2 cm großen Laubfrosches. Melanophoren mäßig expandiert, keine geschlossene Schicht bildend. Guanophoren (nur in den Lücken zwischen den Melanophoren sichtbar) vieleckig, epithelartig aneinanderschließend, die Drüsenmündungen scharf umrahmend.

Fig. 22. Zitronengelbes Hautstück von der Oberseite des Hinterbeines eines 2 cm großen Laubfrosches. Melanophoren geballt, Guanophoren unregelmäßig geformt, durch Lücken voneinander geschieden (die von den im Bild nicht kenntlichen Lipophoren eingenommen werden). Umrahmung der Drüsenöffnungen durch die Guanophoren unbestimmt wie im grünen Zustand (vgl. Fig. 21).

Fig. 23. Zitronengelbes Hautstück von der Oberseite des Hinterbeines eines 2 cm großen Laubfrosches. Uebersichtsbild bei schwacher Vergrößerung. Erklärung s. unter Fig. 22.

Fig. 24. Dunkelgrünes Hautstück vom Rücken eines 2 cm großen Laubfrosches. Melanophoren stark expandiert, nicht mehr einzeln abgrenzbar, mit ihren Ausläufern die Guanophoren umfassend, deren melaninfreie Oberfläche als kleine rundliche helle Stellen erscheint.

Fig. 25. Grünschwarzes Hautstück vom Rücken eines 2 cm großen Laubfrosches. Guanophoren durch Säure entfernt. Die Melanophoren erscheinen als zusammenhängendes Netz, dessen größere Maschen durch die Drüsenmündungen bedingt sind, dessen kleinere ehemals von den Guanophoren eingenommen wurden.

Fig. 26. Grünschwarzes Hautstück vom Rücken eines 2 cm großen Laubfrosches. Behandlung siehe bei Fig. 25. Einzelne Guanophoren sind auf ihrer Oberfläche noch fast ganz frei vom Melanin, andere teilweise, wieder andere vollständig von ihm bedeckt.

Mehrfaserige („polyine“) subepitheliale Muskelzellen bei Hydromedusen (Carmarina).

Von

Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn (Zoolog. Institut).

Hierzu Tafel XXIII.

Die einfachste Form der Epithelmuskelzellen bei den Cnidariern ist bekanntlich jene, bei der eine jede Zelle des einschichtigen Epithels (Ektoderms oder Entoderms) an ihrer Basis eine oder eine beschränkte Anzahl kontraktile Fasern („Muskelefasern“) erzeugt, die der zwischen Ektoderm und Entoderm befindlichen Stützlamelle aufliegen. Wie Chun und Will¹⁾ in ihrer vortrefflichen Darstellung der Hydromedusen ausgeführt haben, erfolgt die Steigerung der Leistungsfähigkeit eines solchen Muskel-epithels in zweierlei Weise. Entweder faltet sich die Basalseite des Muskelepithels, so daß (bei Erhaltung der ursprünglichen Zellenzahl) die muskelefaserbildende Fläche vergrößert wird und auf jede Zelle eine größere Anzahl von Fasern entfällt, oder die Zahl der Zellen selbst erfährt eine erhebliche Vermehrung, wobei ein Teil von ihnen nicht mehr an der Oberfläche Platz finden kann und in die Tiefe („subepithelial“) verlagert wird. Auf dem letzten Wege gehen aus Epithelmuskelzellen subepitheliale, selbständige Muskelzellen hervor. Faltung und Verlagerung in die Tiefe können sich unabhängig oder gemeinsam abspielen. Die basale Faltung eines Muskelepithels wird von einer entsprechenden Formveränderung (Leistenbildung) der Stützlamelle begleitet.

¹⁾ Bronns Klassen und Ordnungen Bd. 2, 2. Abt., S. 331—338, 1902. Leipzig.

Bei den Muskelzellen in epithelialer Lage lassen sich in betreff des Zusammenhangs zwischen Zelle (Myoblast) und Faser zwei Hauptfälle unterscheiden. Wenn die Zellen des Epithels verhältnismäßig niedrig und durch Einschaltung andersartiger interstitieller Elemente wenig beeinflusst wird, bleibt die Basis der Epithelmuskelzelle mit der Faser in breiter Verbindung; unter den gegenteiligen Bedingungen aber zieht sie sich in einen oder mehrere, bisweilen lange und fadenartige (entodermale Nährmuskelzellen der Aktinien) Fortsätze aus, welche die Verbindung mit den Fasern herstellen. An den subepithelialen Muskelzellen vollzieht sich eine wesentliche Gestaltsänderung, indem der von Haus aus ansehnliche kernhaltige Plasmakörper der Faser nachgeht, so daß die ganze Muskelzelle mehr oder minder spindelige Gestalt annimmt und damit eine Annäherung an einen bei höheren Tierformen weit verbreiteten, weil funktionell sehr brauchbaren Typus der Muskulatur erreicht wird.

Sehr richtig bemerken nun Chun und Will a. a. O., daß diese Umformung beim Werdegang einer epithelialen zu einer subepithelialen Muskelzelle dann nicht erfolgen kann, wenn die subepitheliale Zelle mehrere Fasern erzeugt. Denn alsdann kann der Kern nicht die eine oder die andere „Faser“ bevorzugen, um in ihr aufzugehen, sondern es muß eine allen Fasern zugehörige den Kern umschließende Plasmamasse erhalten bleiben. „Mehrfaserigkeit muß also konservierend auf die Gestalt der Zellkörper einwirken.“ Leider lasse sich dieses Verhalten zurzeit für die Hydromedusen nur an einem Beispiel (*Eudendrium* nach Weismann) erläutern, indem dort vielfach zwei parallel laufende Fasern durch eine Zelle verbunden sind, die zwischen ihnen liegt. Da aber bei den Hydromedusen die Zahl der Fasern einer echten Epithelmuskelzelle in vielen Fällen eine größere sei, und nach den Untersuchungen von Blochmann, Bettendorf und Zernecke bei Plattwürmern von einem ansehnlichen Zellkörper verschiedene Fortsätze in oft beträchtlicher Länge zu mehreren nebeneinander hinziehenden kontraktile Fasern gehen, erscheine die Hoffnung nicht unbegründet, daß auch unter den subepithelialen Muskelzellen der Hydromedusen Zellformen aufgefunden würden, die wie jene der Plattwürmer noch mehr den Charakter der Epithelmuskelzellen an sich trügen, als es bei den einfachen spindeligen Zellen der Fall sei.

Diese Voraussage von Chun und Will zeigt sich gemäß der

folgenden Untersuchung in den Muskelzellen der Tentakeln von *Carmarina hastata* H. (= *Geryonia hastata*) erfüllt.

Den Bau der Tentakeln von *Carmarina* hat am ausführlichsten *Haeckel*¹⁾ geschildert; doch blieb bei der Unvollkommenheit der damaligen Untersuchungsmittel der Autor über die Natur der Stützlamelle und ihrer Leisten im Zweifel und neigte zur Auffassung, sie bestünden aus muskulösen Elementen („helle kernlose Fasern“). Andererseits werden auch die wirklichen Muskelfasern („dunkle kernhaltige Fasern“) nicht mit voller Bestimmtheit als solche angesprochen. *Haeckel* beschreibt sie (a. a. O. S. 161–162) als parallel verlaufende, lange und starke, spindelförmige Fasern, die nach den Enden zugespitzt und in der Mitte angeschwollen und im Mittel 0,1 mm lang seien. „Jede Faser entspricht einer sehr verlängerten spindelförmigen Zelle und umschließt in der Mitte einen ellipsoidalen oder ovalen Kern von 0,005–0,012 mm Länge und 0,002–0,006 mm Breite. Häufig bildet der dicke Kern an einer Seite der Zelle eine bauchige Vorwölbung. Im übrigen ist die Substanz dieser spindelförmigen kernhaltigen Fasern durchaus homogen und läßt keine Spur von einer Querstreifung erkennen.“ Nach *Haeckels* Darstellung würden also die Muskelzellen in den Tentakeln von *Carmarina* den gewöhnlichen Typus einfaseriger subepithelialer Muskelzellen besitzen, bei denen die Form des kernhaltigen Myoblasten sich der Spindelgestalt der kontraktilen Substanz angepaßt hat; auch würde auf jede „Faser“ ein Kern entfallen. *Haeckel* selbst hebt ihre Ähnlichkeit mit den glatten Muskelzellen der Wirbeltiere hervor.

Die Irrtümer der *Haeckelschen* Beschreibung betreffend die Unterscheidung von Stützlamelle, ihren Leisten und den wirklichen Muskelzellen wurden von O. und R. *Hertwig*²⁾ berichtigt, die auch zuerst Vorkommen und Bedeutung der eingangs erwähnten Faltung der Muskelepithelien und der subepithelialen Verlagerung einzelner Elemente derselben erkannt haben. Nach den Angaben der Gebrüder *Hertwig* (a. a. O. S. 9) werden sowohl die ringförmige Stützlamelle als auch die von ihr sich erhebenden Leisten auf ihrer Außenfläche von einer Lage longitudinaler Muskelfasern be-

¹⁾ Die Familie der Rüsselquallen VI. Anatomie von *Carmarina hastata* (*Geryonia hastata*). In: Jen. Zeitschr. Bd. 2, S. 143 f., 1865.

²⁾ Der Organismus der Medusen. Jena 1878.

deckt, die auf Querschnitten durch Osmiumpräparate als dunkel glänzende Körner erscheinen. Daher ist die Muskellamelle, die bei anderen Medusen die Gestalt eines Zylindermantels besitzt, bei *Carmarina* nach Art einer Halskrause in zahlreiche dicht aneinander gedrängte Falten gelegt, zwischen welche von der Stützlamelle aus dünne Blätter als Unterlage sich hineinschieben. Der Raum zwischen den Falten wird von Ektodermzellen ausgefüllt, die auch deren freie Kanten in mehreren Lagen bedecken, so daß die Tentakelwand wieder eine glatte Oberfläche gewinnt. Zahlreiche Nesselzellen sind sowohl in die oberflächlichen als auch in die tieferen Schichten des Ektoderms eingestreut, bald senkrecht, bald parallel zur Längsachse des Tentakels gestellt. Ueber die Beziehungen der Muskelfasern zu den Zellen sprechen sich O. und R. Hertwig nicht genauer aus; doch sagen sie etwas später von den ähnlich gebauten longitudinalen Muskelsträngen des Magenstiels, daß die spärlichen Zellen in den schmalen Räumen zwischen den Stützblättern wohl die Matrixzellen der Muskulatur seien.

Die Gebrüder Hertwig heben hervor, daß in diesen beiden Fällen „die Muskelzellen — ob vollständig oder teilweise sei dahingestellt — aus dem Epithel ausscheiden und zu Bestandteilen einer subepithelialen Schicht werden“, ein Verhalten, das bei *Aequorea* zu einer Gliederung des Ektoderms in zwei deutliche Zellagen führe, die durch eine scharfe Linie getrennt sind.

Mit der Darstellung von Hertwig stimmt auch die von Claus überein, soweit ich nach der bei Chun und Will (a. a. O. Taf. XIX, Fig. 12) reproduzierten Abbildung dieses Autors schließen kann; aber auch aus ihr läßt sich nichts über die Beziehungen der Zellen zu den Fasern entnehmen. —

Das Vorkommen mehrfaseriger subepithelialer Muskelzellen in den Tentakeln von *Carmarina* erkannte ich an 10 μ dicken Querschnitten dieses Objektes, die mit Eisenhämatoxylin oder mit Delafields Hämatoxylin + Pikrinsäure-Wasserblau-Eosin gefärbt waren. Zu diesen Querschnitten waren besonders in Sublimat fixierte Tentakeln verwendet worden, Material, das ich vor einigen Jahren in Villefranche s. m. gesammelt und schon länger zu Präparaten verarbeitet hatte. Zur Ergänzung und Sicherstellung der so gewonnenen Befunde stellte ich auch Längsschnitte der Fangläden dar. Da ich aber von dem erstgenannten Material nichts mehr besaß, mußte ich

mich hierfür mit den sehr stark kontrahierten Tentakeln einer im ganzen in Formol konservierten *Carmarina* begnügen. Es färbte sich nicht nur mit Eisenhämatoxylin und Delafields Hämatoxylin und Eosin schlechter als die mit Sublimat fixierten Tentakel, sondern erwies sich auch viel weniger gut erhalten. Indessen gab es mir doch einige wertvolle Aufschlüsse. Längsschnitte, die den Tentakel oberflächlich (tangential) treffen, enthalten die Leisten der Stützlamelle im Querschnitt, solche, die mehr durch die Achse des Tentakels gehen, dagegen wenigstens stellenweise flächenhaft (= radial) getroffen.

Unterrichten wir uns zunächst an einem Querschnitt (Fig. 1, Taf. XXIII) bei schwächerer Vergrößerung über den allgemeinen Aufbau des Tentakels. Die Achse des Tentakels wird von einem röhrenförmigen Hohlraum (H) eingenommen (der mit dem Gastrovaskularsystem zusammenhängt). Er ist ausgekleidet vom Entoderm (En), einem einschichtigen Epithel, dessen Kerne nahe der Basis der Zellen liegen. Weiter nach außen folgt zunächst die ungewöhnlich dicke Stützlamelle (St), die in zwei Abschnitte gegliedert ist, den das Entoderm umhüllenden Kegelmantel und die von ihm ausgehenden radiär gestellten Leisten (L). Beide sind ausgesprochen faserig gebaut (worauf in den Abbildungen keine Rücksicht genommen wurde), enthalten aber keine Zellen oder Kerne. Alles, was nach außen von der Stützlamelle liegt, ist Ektoderm; es umfaßt also sowohl die Gewebsmassen, die sich zwischen den radiären Blättern befinden, als auch jene, welche über die Leisten der Stützlamelle hinaus den Tentakel nach außen abschließen (Ek).

Ueber die Leisten der Stützlamelle ist noch folgendes zu bemerken. Ihre Zahl beträgt auf den von mir untersuchten Querschnitten etwa 50. Die meisten besitzen entsprechend dem annähernd kreisförmigen Querschnitt des Tentakels gleiche Ausdehnung in radialer Richtung; nur ganz wenige sind auffallend kürzer und bleiben mit ihrer freien Kante viel weiter von der Oberfläche entfernt. Entweder halten die Leisten von ihrer Anheftungsfläche bis zu ihrem freien Rand annähernd gleiche Dicke ein (Fig. 2, Taf. XXIII), oder sie erweitern sich nach außen hin so stark, daß die Kanten benachbarter Leisten aneinanderstoßen und damit die zwischen ihnen gelegenen ektodermalen Gewebsmassen fast völlig von dem Ektoderm auf der Oberfläche des Tentakels abgeschnitten werden (Fig. 1,

Taf. XXIII). Ja die aneinanderstoßenden Kanten der radialen Stützblätter können streckenweise miteinander verschmelzen (Fig. 3, Taf. XXIII), und damit wird die Abgrenzung der beiden erwähnten Abschnitte des Ektoderms noch schärfer. Schon frühere Beobachter haben darauf hingewiesen, daß die Leisten nach der Oberfläche des Tentakels hin sich gabeln können (s. Fig. 1, Taf. XXIII oben rechts und links und unten in der Mitte), wobei die Spaltung nur den distalen Teil des Stützblattes betreffen kann, oder aber bis nahe an seine Anheftungsstelle heranreicht; selten kommt mehrfache Gabelung eines Stützblattes vor (Fig. 1, Taf. XXIII die äußerste Lamelle oben links). Wie benachbarte Leisten so können auch die Gabeläste ein- und desselben Stützblattes an ihrer freien Kante miteinander verschmelzen (Fig. 3, Taf. XXIII) und dadurch kommen kleinere abgeschlossene Räume zustande ähnlich den nach außen versperrten Lücken zwischen zwei Stützblättern; diese Räumchen lassen sich nicht selten im verdickten Außenteil der Stützblätter beobachten (R Fig. 3, Taf. XXIII).

Der außerhalb der Leisten gelegene Teil des Ektoderms, der die Rinde des Tentakels liefert (Fig. 2 und 3, Taf. XXIII Ek), verhält sich verschieden, je nachdem er den ringförmigen Nesselwülsten des Fangfadens oder den Internodien zwischen diesen angehört. Im letzten Falle ist die ektodermale Rinde dünner und einfacher gebaut (Fig. 2, Taf. XXIII Ek). Hier enthält sie wesentlich nur eine Art von Zellen — Deckzellen — neben vereinzelt Nesselkapseln. Da die fixierten Tentakeln immer sehr stark zusammengeschnürt sind, und die ektodermale Rinde dabei nicht nur dicker wird, sondern sich auch fältelt, hält es schwer, ein sicheres Urteil über die Anordnung der Zellen zu gewinnen, insbesondere anzugeben ob sie streng einschichtig geordnet sind. Bei der starken Verkürzung der Tentakel folgen die Nesselwülste dicht aufeinander, und daher kann man öfter auf den gleichen Schnitt das Ektoderm der Internodien in jenes der Nesselwülste übergehen sehen.

Die ektodermale Rinde der Nesselwülste (Ek, Fig. 3, Taf. XXIII) ist verwickelter gebaut. Schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 1, Taf. XXIII Ek) unterscheidet man an ihr zwei Zonen, eine innere, die durch zahlreiche, radial gestellte, bei Eisenhämatoxylinfärbung tief geschwärzte Fasern ausgezeichnet ist und eine äußere, welche die Nesselkapseln enthält. Bei Anwendung starker Objektive (Fig. 3, Taf. XXIII) gewahrt man, daß die genannten derben Fasern (a M) an ihrem basalen Ende mehrfach wei eingeschnitten erscheinen

und damit eine Zusammensetzung aus feineren Fibrillen anzeigen. An ihrem distalen Ende lösen sie sich in eine Anzahl von dünnen geschlängelten Fäserchen auf, die an die Cniden herantreten. Offenbar handelt es sich um jene Gebilde, die schon von früheren Autoren ¹⁾ bei *Carmarina* beschrieben, von Toppe ²⁾ bei *Olindias* und *Pelagia* genauer untersucht und als akzessorische Muskelfasern der Nesselkapseln gedeutet werden, die an deren Entladung mitbeteiligt sein sollen. Im Gegensatz zur Angabe von Toppe bei *Olindias* unterscheiden sich bei *Carmarina* die akzessorischen Muskelfasern färberisch deutlich von den Längsmuskeln der Tentakeln, allerdings nicht bei Eisenhämatoxylinfärbung, wohl aber bei der Tinktion mit Delafields Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure-Wasserblau: beiderlei Fasern erscheinen rot, aber in deutlich abweichender Nuance. Mit dieser Feststellung will ich den muskulösen Charakter der akzessorischen Fasern nicht bezweifeln; sind es aber wirklich kontraktile Fibrillen, dann muß bei *Carmarina* und den bei Toppe in Frage kommenden Formen dem Ektoderm die Fähigkeit zugesprochen werden, zweierlei (chemisch-färberisch und vielleicht auch funktionell verschiedene) muskuläre Fibrillen zu erzeugen.

Toppe betont (a. a. O.), daß die akzessorischen Muskelfasern nicht in den Cnidoblasten erzeugt werden; ich möchte vermuten, daß die Kerne (K 1 Fig. 3, Taf. XXIII), welche man im basalen Teil der ektodermalen Rinde zwischen diesen Fasern gelegen findet, ihren Bildungszellen angehören.

Die akzessorischen Muskelfasern der Cniden gehen oft büschelförmig vom freien Rand einer Stützleiste aus (vgl. bei Toppe); doch finden sie sich auch unabhängig davon.

Die äußere Zone der ektodermalen Rinde ist, wie schon gesagt, durch den Besitz der Nesselkapseln (Fig. 3, Taf. XXIII c) gekennzeichnet; sie zeigen in ihrem Innern das Stilett und den aufgerollten Faden, seitlich an ihrer Basis den Kern des Cnidoblasten und entsenden über die Oberfläche des Tentakels hinaus ein Cnidocil. Es

¹⁾ z. B. K. C. Schneider, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Jen. Zeitschr. Bd. 27 (N. F. Bd. 20), 1892, S. 434.

²⁾ Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarien. Zool. Jahrb. Bd. 29, Arnst. 1910, S. 191.

sei noch darauf hingewiesen, daß Entwicklungszustände der Nesselzellen oft zwischen den Blättern der Stützlamelle längs oder quer getroffen zu sehen sind (C_1 und C_2 Fig. 2, Taf. XXIII). Die Nesselkapseln der ektodermalen Rinde sind zwischen die gewöhnlichen Deckzellen eingeschaltet; deren Kern befindet sich nahe der Oberfläche des Tentakels (K_2 Fig. 3 Taf. XXIII). Die Zellen enthalten distal Granula, verschmälern sich nach innen und sind hier ausgesprochen fädig gebaut. K. C. Schneider (s. o. a. a. O.) hat eine derartige Zelle nach Mazerationspräparaten abgebildet. Noch eine dritte Zellform habe ich in der ektodermalen Rinde der Nesselwülste beobachtet; schlanke Elemente, die mit haarartigem Fortsatz frei über die Oberfläche des Ektoderms vorragen; es handelt sich wohl um Sinneszellen.

Die Abgrenzung der ektodermalen Rinde gegen die von den Stützleisten eingeschlossenen Teile des Ektoderms erfolgt unbedingt scharf in den oben geschilderten Fällen, in welchen die freien Kanten der Stützblätter sich bis zur Berührung verbreitern oder gar verschmelzen (Fig. 3, Taf. XXIII). Wenn diese Bedingungen nicht gegeben sind, ist der Zusammenhang beider Gewebsmassen inniger (Fig. 2, Taf. XXIII). Aber auch in diesen Fällen sieht man sehr oft eine dünne feinfaserige Schicht die Rinde von den tiefer gelegenen Gewebsmassen sondern; diese Schicht (G Fig. 2 und 3, Taf. XXIII), die auch zur Verknüpfung der akzessorischen Muskelfasern mit den Stützblättern dient, scheint mir eine Art Vorläufer der Stützlamelle zu sein; wenigstens geht sie an manchen Stellen kontinuierlich in die faserige Masse jener über. Diese feinfibrilläre Schicht scheint von sehr zarter Beschaffenheit zu sein, da sie von den Cnidoblasten durchbrochen werden muß, die man öfter auf der Grenze von Rinde und tieferem Anteil des Ektoderms findet; das letzte gilt auch von den Kernen anderer Zellen. Wenn also auch hier und da eine scharfe Grenze der beiden Lagen des Ektoderms nicht besteht, so berechtigt doch die Gesamtheit der Befunde die Rinde als epitheliale Schicht von dem tiefer gelegenen subepithelialen Gewebe zu trennen. Einen solchen Standpunkt haben ja bereits die Gebrüder Hertwig vertreten.

Nach dieser Uebersicht über den Bau des Tentakels von *Cararina* können wir unserem Hauptgegenstand, den subepithelialen Muskelzellen, näher treten. Die Tentakeln besitzen nur Längsmuskelfasern, die der Außenfläche der Stütz-

lamelle und ihrer Blätter aufliegen, wie die früheren Autoren (H e r t w i g, C l a u s) richtig beschrieben haben. Im Querschnitt des Tentakels erscheinen die Stützleisten (L) durch die dicht stehenden, quer getroffenen „Fasern“ (M Fig. 2 und 3, Taf. XXIII) wie gefiedert, und das ganze Bild erinnert in meinen Präparaten nicht wenig an die, auch funktionell ähnliche Anordnung der Längsmuskulatur der Oligochaeten (etwa des Regenwurms), bei denen die Längsmuskelzellen an beiden Seiten dünner Bindegewebslamellen befestigt sind. Während die einander zugekehrten Seiten zweier Stützleisten kontinuierlich mit Muskelfasern (M) besetzt sind, indem die Reihe der Fasern an der Anheftungsstelle der Leisten von der einen (über die eigentliche Stützlamelle hin) auf die andere ohne Unterbrechung übergeht (Fig. 2, Taf. XXIII oben), läßt sich an der freien Kante der Stützblätter ein wechselndes Verhalten feststellen. Ist die Stützleiste am distalen Rand schmal, so setzt sich auch hier die Reihe der Fasern ohne Unterbrechung von der einen auf die andere Seite der (gleichen) Leiste fort (Fig. 2, Taf. XXIII); verbreitert sich dagegen das Stützblatt nach außen hin soweit, daß die benachbarten Leisten einander berühren oder verschmelzen, so fehlen die „Fasern“ an der Außenseite der Stützleiste (Fig. 3, Taf. XXIII). Indem aber nun die einander zugekehrten Flächen benachbarter Leisten in Verbindung treten, geht jetzt auch an der distalen Seite des schmalen Faches zwischen zwei Stützblättern geradeso wie an ihrer Ansatzstelle der Muskelbelag von der einen Seite des Faches auf die Gegenseite über. So entstehen allseits geschlossene „Muskelkästchen“, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit denen der Oligochaeten aufweisen. Als solche Muskelkästchen in kleinerem und kleinsten Ausmaß können auch die durch Verschmelzung von gegabelten Stützblättern entstehenden (s. o.) Räume (R) gelten, deren Wand von Muskelfasern bekleidet ist; manchmal sind nur ganz wenige, ja nur eine einzige (Fig. 3, Taf. XXIII, erste Leiste von links) Faser in dem Querschnitt eines solchen winzigen Kästchens sichtbar.

In der Mitte jedes Kästchens, bzw. mitten zwischen zwei Stützblättern macht sich auf den Tentakelquerschnitten ein faseriger Strang bemerkbar, dessen Fibrillierung in radiärer Richtung zieht (F Fig. 2, Taf. XXIII). Dieser Strang ist proximal locker und schwächlich; nach der Oberfläche des Tentakels hin wird er dichter und nimmt an Umfang zu; im ganzen betrachtet, verläuft er leicht gewellt. Was ist die Bedeutung dieses Gebildes?

An manchen meiner Schnitte (Fig. 2, Taf. XXIII) sehe ich mit der größten Deutlichkeit, daß der genannte Strang dadurch zustande kommt, daß von jeder Muskelfaser (M) eine feine Fibrille ausgeht, die, im ganzen zur Oberfläche des Tentakels gerichtet, schräg der Mitte des jeweiligen Kästchens zustrebt; hier treten diese Fibrillen von den einander zugekehrten Seiten zweier benachbarter Stützleisten zu dem beschriebenen strangartigen Gebilde (F) zusammen, indem sie allmählich einen strenger radiären Verlauf annehmen. Demnach besteht der Strang aus der Gesamtheit der fadenartigen Fortsätze der Muskelzellen!

An den Stellen der Präparate, an welchen diese Beziehung zwischen Muskelfasern und Fibrillen des Stranges leicht festzustellen ist (Fig. 2, Taf. XXIII), bietet sich der Querschnitt der einzelnen Muskelfaser folgendermaßen dar. Er gleicht im allgemeinen einem Wimpel, der mit seiner Schmalseite der Stützlamelle anhaftet und, wenn ich im Bilde bleiben darf, in den Raum zwischen den Stützblättern hineinflattert. Meist verschmälert sich der Wimpel bald beträchtlich, um dann allmählich fadenförmig auszulaufen. Damit vollzieht sich auch eine strukturelle Aenderung. Während nämlich der Wimpel stark lichtbrechend ist, sich mit Eisenhämatoxylin kräftig schwärzt und ganz scharf begrenzt erscheint, färbt sich die Hauptmasse der Fäden, die den Strang zusammensetzen, viel schwächer, ist weniger lichtbrechend und zarter konturiert, besitzt das übliche Aussehen plasmatischer Strukturen. Im allgemeinen haben die fädigen Fortsetzungen der Muskelzellen die letzterwähnte Beschaffenheit erreicht, wenn sie sich, in der Mitte des „Kästchens“ angelangt, dem Zug der übrigen anschließen. In einzelnen Fällen aber bleibt der muskuläre Charakter den Fäden auf eine längere Strecke erhalten, so daß gelegentlich bei Eisenhämatoxylinfärbung in der Mitte des welligen Faserstranges eine oder mehrere außerordentlich scharf sichtbare Fibrillen ziehen, die auf den ersten Blick den Eindruck radiär (nicht längs) gestellter Muskelfasern erwecken könnten. Gelegentlich zu beachtende Uebergänge zwischen dem gewöhnlichen und dem letzt beschriebenen Verhalten lassen diese scheinbaren Radiärmuskelfasern bald richtig deuten, abgesehen davon, daß öfter der Ansatz einer solchen Faser zwischen den anderen an der Stützleiste sichtbar wird. Am Grunde zwischen zwei Stützblättern sind die „Wimpel“ meist sehr schlank, im mittleren Teil gedrungener, nach der freien

Kante der Stützleiste zu kleiner und überhaupt weniger gut entwickelt (vgl. Fig. 2, Taf. XXIII).

Haeckel (s. o.) hatte angegeben, jede Muskelfaser sei mit einem ihr unmittelbar anliegenden Kern versehen. Das trifft aber keineswegs zu! Nicht nur vermißt man Kerne, die den Fasern zugehören, auf den Querschnitten (vgl. Fig. 2 und 3, Taf. XXII), sondern auch auf Längsschnitten, in denen die Muskelfasern in ihrer ganzen Ausdehnung übersichtlich enthalten sind (vgl. Fig. 5, Taf. XXII), läßt sich nichts von Zellkernen in unmittelbarer Nähe der Fasern oder gar in ihnen erblicken. Haeckel ist anscheinend durch den bisweilen unvermittelt verdickten mittleren Teil der Muskelfasern irre geleitet worden. Kerne bzw. kernhaltige Zellteile finden sich, abgesehen von den Cnidoblasten, gewöhnlich nur im äußeren Teil des von zwei Stützleisten gebildeten Faches, also nahe der epithelialen Schicht. Hier sieht man öfter eine kleine Gruppe von länglichen Kernen, die in der Mehrzahl mit ihrer größeren Achse radial eingestellt sind (Fig. 2, Mb erstes Fach von links). An dieser Kernanhäufung findet der vorhin beschriebene, feinfaserige Strang sein Ende. Aufmerksame Beobachtung bei starken Vergrößerungen lehrt, daß der Faserstrang sich in der Nähe der Kerne in einzelne Bündel gliedert, deren jedes auf einen Kern zielt (Fig. 2, Taf. XXIII links).

Liegen die Kerne gruppenweise beieinander, so läßt sich meist nichts bestimmtes über die Form des zugehörigen Zelleibes ausmachen. Wenn sie aber in geringer Anzahl oder einzeln auftreten, so kann man mit den besten optischen Mitteln noch folgendes sicherstellen (Fig. 4, Taf. XXIII). Zu jedem Kern gehört ein spindelförmiger Zelleib, der in der Regel nur gegen das Innere des von zwei Stützleisten gebildeten Faches hin deutlich entwickelt ist. Doch kann sich der Zelleib auch in ähnlicher Weise nach außen hin erstrecken (Fig. 4, Taf. XXIII rechte Zelle); dann reicht er bis zur feinfaserigen Grenzzone zwischen epithelialer und subepithelialer Schicht. Zellen der letzten Form, bei denen der Kern in der Mitte des spindeligen Plasmakörpers gelegen ist, erscheinen regelmäßig dann, wenn die Kerne tiefer, etwa in der Mitte, des Fachinneren auftreten. Verfolgt man das Verhalten des zur Tentakelachse gekehrten Fortsatzes, so sieht man die körnige Plasmamasse der Zellen in einiger Entfernung vom

Kern sich in jene Fäden auflösen, die den oben geschilderten Faserstrang in der Mitte jedes Faches bilden (Fig. 4, Taf. XXIII).

Mit anderen Worten: jede „Muskelfaser“ eines Faches hängt durch einen fadenförmigen Fortsatz mit einer der subepithelialen Zellen zusammen, die an seinem Eingang (selten mehr in seinem Inneren) gelegen sind. Da den einzelnen „Fasern“ keine Kerne zukommen, müssen diese Zellen als Myoblasten der Fasern gelten.

Es fragt sich nun, wieviel „Fasern“ zu einem Myoblast gehören: sicherlich mehr als eine! Denn die Zahl der Fasern eines Faches beträgt in einem Querschnitt etwa 50–60, die Zahl der Myoblastenkerne höchstens bis 10. Es werden also selbst unter der Annahme, daß nicht alle in einem Schnitt sichtbaren Fasern mit den im gleichen Schnitt gelegenen Myoblasten zusammenhängen, sondern ein Teil der Fasern in mehreren Schnitten stückweise erscheint und daher die Zahl der „Fasern“ zu hoch gegriffen ist, unter allen Umständen mehrere Fasern von einem Myoblast gebildet werden. Das gilt erst recht, wenn ich mitteile, daß durchaus nicht in allen Fächern bei 10 μ dicken Schnitten Myoblasten erscheinen. Eine genaue zahlenmäßige Feststellung des Verhältnisses von Fasern und Myoblasten ist mir deshalb nicht möglich, weil mir keine Querschnitte und Längsschnitte von ein und demselben Tentakel zur Verfügung stehen, was aber nötig ist, um die Länge der Muskelfasern, die auf dem Querschnitt gezählt werden (gemäß dem zugehörigen Längsschnitt) zu kennen, damit mehrfache Zählung von Fasern, die in verschiedenen aufeinander folgenden Schnitten stückweise enthalten sind, vermieden werden kann. Die Länge der Muskelfasern wechselt aber außerordentlich nach dem Kontraktionszustand, wie schon aus der enormen Verkürzungsfähigkeit der Tentakeln bei starken Reizen (Fixieren) geschlossen werden muß und sich auch aus dem histologischen Bild ergibt (s. u.). Offenbar sind aber die Fasern an Stellen, wie in Figur 2 Tafel XXIII abgebildet, stark kontrahiert und deshalb auch läßt sich hier an jeder Faser das fadenförmige Verbindungsstück mit den Myoblasten beobachten. Berücksichtigt man nun solche Bilder, dann geht die Annahme, etwa 5–10 Fasern gehörten zu einem Myoblasten, wohl kaum über den Höchstwert hinaus.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß jeder Myoblast

mehrere Fasern gebildet hat. Damit liegt in den Muskelfasern der Tentakeln von *Carmarina* ein Zelltypus vor, wie ihn Chun und Will (s. o.) vorausgesagt haben: subepitheliale Muskelzellen, deren kernhaltiger Zellteil (Myoblast) durch fadenförmige Fortsätze mit einer Mehrzahl von kontraktile Fasern zusammenhängt.

An Einzelheiten ist noch folgendes nachzutragen. Nicht an allen Stellen der Schnitte hält es so leicht, die Verbindungen der Fasern mit den Myoblasten nachzuweisen. Das gilt vor allem dann, wenn der Querschnitt der Faser (M) nicht wimpelartig (wie in Fig. 2, Taf. XXIII), sondern mehr rundlich ist (Fig. 3, Taf. XXIII). Ich nehme an, daß solche Fasern weniger kontrahiert, daher schlanker und länger und deshalb auch in mehreren Schnitten enthalten sind. Mit dieser Annahme stimmt auch überein, daß an solchen Stellen das faserige Bündel dünn und die Myoblasten spärlich sind.

Auch im erstgenannten Fall hält es schwer, bei den nahe dem freien Rand der Stützblätter befindlichen Fasern den Zusammenhang mit dem Myoblasten zu erkennen; ich möchte vermuten, daß diese Fasern mit dem dem Ektoderm zugewandten Fortsatz des spindelförmigen Myoblasten in Verbindung stehen. Derartiges Verhalten von Fasern und Zelle gilt wohl sicher für solche Myoblasten, die tiefer zwischen den Stützleisten liegen und wie zur Achse so auch zur Oberfläche des Tentakels hin gleichartige und gleich lange Fortsätze ausschicken. Innerhalb der kleinen, von verschmolzenen Gabelungen der Stützblätter umschlossenen Räume, deren Wand, wie oben erläutert, mit Muskelfasern bekleidet ist, sah ich einmal den Myoblasten in der Mitte gelegen und nach allen Seiten hin Verbindungsfäden zu den Fasern aussenden. Wie die ganz vereinzelt in der Stützlamelle abgekapselten Fasern (s. o.) vom Myoblasten versorgt werden, vermag ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen; vielleicht, daß diese Räumchen doch durch eine feine Spalte streckenweise mit dem übrigen subepithelialen Gewebe zusammenhängen, vielleicht aber auch, daß die Fasern die Beziehung zum Myoblasten ganz aufgeben mußten.

Meistens liegen die Myoblasten deutlich subepithelial; doch kommen gelegentlich, wie schon oben erwähnt, Stellen vor, an denen epitheliale und subepitheliale Schicht des Ektoderms sich nicht scharf scheiden lassen; es bleibt somit die Möglichkeit, daß hier noch

einige der Myoblasten engere Beziehungen zum Epithel gewahrt haben.

Nachdem ich die geschilderten Verhältnisse am Querschnitt der Tentakeln erkannt hatte, versuchte ich nunmehr an radialen Längsschnitten, d. h. an solchen, die der Fläche einer Stützleiste parallel gehen, den Zusammenhang der Muskelfasern mit den Verbindungsfäden zu erkennen. Die Bilder (Fig. 5, Taf. XXIII) stimmen in wesentlichen Zügen mit Haeckels Figur 62, Tafel VI (a. a. O.) überein. Die Fasern (M Fig. 5, Taf. XXIII) erwiesen sich als spindelförmige Gebilde, deren Mitte häufig stark angeschwollen ist. Diese Stelle enthält aber keinen Kern, sondern die Anschwellung hängt mit der starken Kontraktion der Faser zusammen. Darauf beruht auch die stärkere Färbbarkeit mancher Stellen der Fasern mit Eisenhämatoxylin. Manche der Fasern sind so stark zusammengeschnürt, daß sie fast zitronenförmig aussehen. Eine feinere fibrilläre Zusammensetzung läßt sich nicht mit Bestimmtheit an den Fasern erkennen; doch ist es bei ihrer Stärke ganz selbstverständlich, daß es sich hier nicht um eine einzelne Primitivfibrille (Myofibrille) handeln kann. Eine Andeutung eines zusammengesetzten Baues zeigen die Fasern durch eine Art Zerklüftung auf manchen Querschnitten (vgl. Fig. 3, Taf. XXIII), und entsprechend gewahrt man an längsgetroffenen Fasern helle undeutliche Längslinien. Bisweilen fand ich die Enden der Fasern gegabelt. Die Fasern verlaufen, durch Lücken voneinander geschieden, alle in der Längsrichtung des Tentakels.

Auf den radialen Längsschnitten der Tentakel gewahrt man nun in der Tat von einzelnen Fasern die Fäden (F) ausgehen, die sie mit den Myoblasten verbinden (Fig. 5, Taf. XXIII). Ein solcher Faden beginnt meist in der Mitte der Faser, sei es, daß er gleich beim Entspringen normale Dicke besitzt, sei es, daß er zunächst einen flügelartigen Ansatz der Faser darstellt, der sich allmählich verschmälert. Diese flügelartigen Anhänge erscheinen auf Querschnitten als die oben beschriebenen „Wimpel“. In seltenen Fällen entspringt der Verbindungsfaden nahe dem einen Ende der Faser oder stellt gar eine unmittelbare Fortsetzung eines Faserendes dar (vgl. Fig. 5, Taf. XXIII). In dem letzten Falle entstehen die scheinbaren radiären Muskelfasern des Querschnittbildes, d. h. der Verbindungsfaden zeigt auf eine sehr lange Strecke hin muskulöse Natur (s. o.). Bisweilen sah ich die Verbindungsfäden benachbarter Fasern

scheinbar verschmelzen (vgl. Fig. 5, Taf. XXIII). Daß man nicht von allen Fasern eines radialen Tentakelquerschnittes die Verbindungsfäden ausgehen sieht, liegt daran, daß Fasern und Fäden (gemäß dem Querschnittsbild) nicht in derselben Ebene gelegen und auch die Stützleisten nicht vollkommen eben sind. Für das Flächenbild ist noch charakteristisch, daß die von den Fasern ausgehenden Verbindungsfäden immer nach einer Richtung — nach der Außenseite des Tentakels — hinweisen, wie ja nach der Ansicht im Querschnitt nicht anders zu erwarten ist; damit ist denn auch eine Sicherheit gegeben, daß die Verhältnisse am Querschnitt zu denen am Längsschnitt in die richtige Beziehung gesetzt sind.

Der Vollständigkeit halber sei noch eine Stützleiste mit den aufliegenden kontraktile Fasern im Tangentialschnitt des Tentakels, d. h. senkrecht zu ihrer Fläche getroffen, in Figur 6, Tafel XXIII wiedergegeben. Die Fasern liegen in ihrer ganzen Länge glatt dem Stützblatt an und sind je nach dem Grade ihrer Kontraktion nach außen hin mehr oder minder bauchig vorgewölbt. —

Nach den Untersuchungen der Gebrüder Hertwig (a. a. O.) zeigt die Anordnung der Muskulatur am Magenstiel von *Cararina* ganz ähnliche Verhältnisse wie die der Tentakeln. Daher ist zu vermuten, daß auch dort die hier beschriebenen mehrfaserigen subepithelialen Muskelzellen vorkommen. —

Zum Schluß ein Vorschlag betreffend die Nomenklatur. Chun und Willheben mit Recht hervor, daß bei den Coelenteraten die Bezeichnung Muskelfaser in ganz anderem Sinne gebraucht wird, wie bei den höheren Tieren; hier bedeutet Muskelfaser die ganze Zelle, dort nur ihre kontraktile Substanz. Demnach müsse die Muskelfaser der höheren Metazoen (insbesondere der einkernigen Typen = kontraktile Faserzelle) mit der Muskelfaser + dem Myoblasten der Coelenteraten homologisiert werden. Unter diesen Umständen scheint es mir doch angebracht, für die „Muskelfas.r“ = kontraktile Substanz der epithelialen und subepithelialen Muskelzellen bei den Coelenteraten einen besonderen Terminus einzuführen; ich schlage vor „Myoine“, von *μῦς*, *μυῖνος*, Muskel, und *ἵς*, *ἵνός* (Muskel-, Sehnen-, Nerven-)faser, welch letztes Wort auch schon in der Muskelhistologie (in „Inkomma“) Verwendung gefunden hat. Als Myoinen in diesem Sinne müßten auch die von Blochmann u. a. bei Plattwürmern aufgefundenen „Muskelfasern“ gelten, die zu mehreren von einem Myo-

blast (kernhaltigen Zellteil) versorgt werden. Solche „mehrfaserige“ Zellen, gleich den entsprechenden Formen bei den Coelenteraten könnten demnach „polyine“ Muskelzellen heißen. An den Muskelzellen vom Nematodentypus, in denen die Trennung von Myoblast („Markbeutel“) und kontraktile Substanz („Muskelspindel“) angebahnt wird, könnte ebenfalls die Gesamtheit der kontraktilen Fibrillen als Myoine bezeichnet werden.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XXIII.

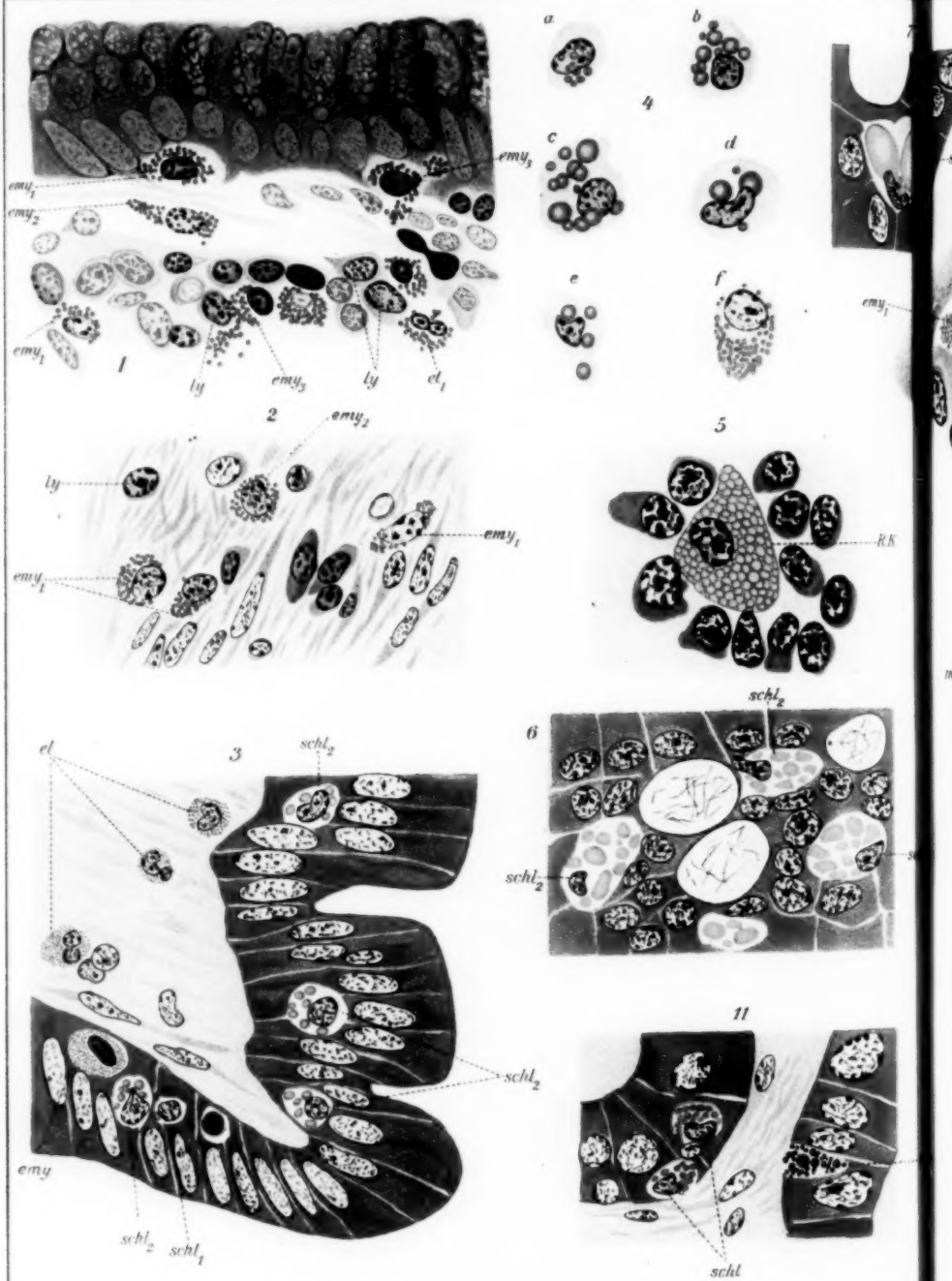
Alle Abbildungen beziehen sich auf die Tentakel von *Carmarina hastata* und sind unter Benützung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt; Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm.

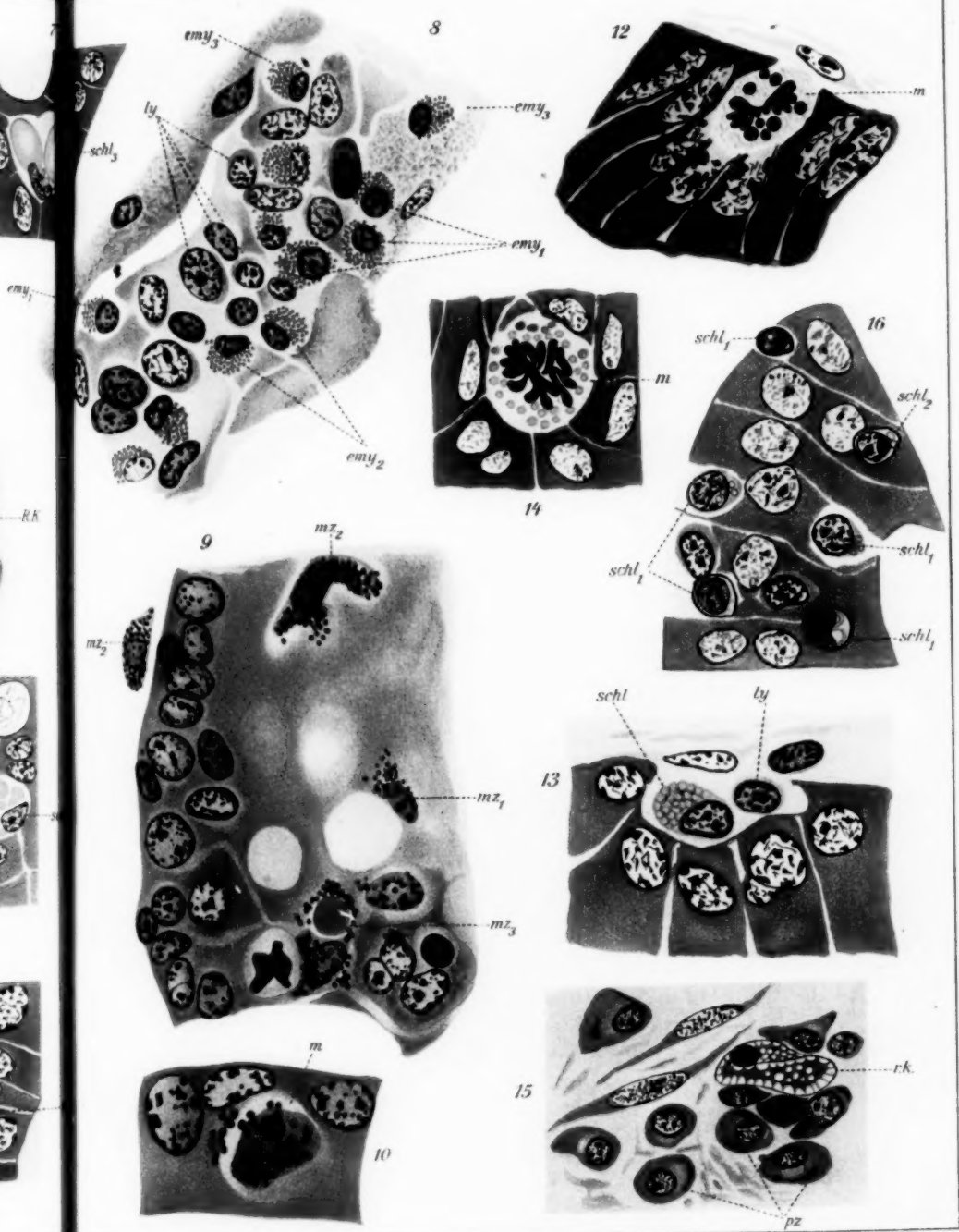
- Fig. 1. Hälfte eines Tentakelquerschnittes: H. Hohlraum, En Entoderm, St Stützlamelle, L Leiste der Stützlamelle, Ek Ektoderm. Fixierung Sublimat, Färbung Eisenhämatoxylin Vergr. 125:1 (Zeiß' Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 4).
- Fig. 2. Sektor eines Tentakelquerschnittes: St, L, Ek wie in Fig. 1. M Myoinen („Muskefasern“) F faseriger Strang, der von den Verbindungsfäden geliefert wird, die von den Myoinen zu den Myoblasten, Mb, ziehen; C₁ Cnidoblast quergetroffen, C₂ desgl. in Längsansicht; G faserig differenzierte Grenze zwischen epitheliale und subepitheliale Anteil des Ektoderms. Fixierung Sublimat; Färbung Delafields Hämatoxylin, Eosin, Pikrinsäure-Wasserblau. Vergr. 500:1 (Zeiß' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8).
- Fig. 3. Randpartie eines Tentakelquerschnittes. L, Ek wie in Fig. 1; M, F, G wie in Fig. 2; R kleinere, von den Stützleisten umkapselte Räume mit Myoinen. a M akzessorische Muskelfasern der Nesselkapseln (C), K₁ Kern der Bildungszellen dieser kontraktilen Elemente; K₂ Kern der Deckzellen. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 500:1 (Zeiß' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8).
- Fig. 4. Zwei subepitheliale Myoblasten, die an ihrem oberen (der Tentakelachse zugewandten) Ende sich in die Verbindungsfäden auflösen, die zu den Myoinen hinziehen. Fixierung Sublimat, Färbung Delafields Hämatoxylin, Eosin, Pikrinsäure-Wasserblau. Vergr. 1000:1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N. A. 1,40 und Komp.-Okular 8).
- Fig. 5. Myoinen (M) bei Flächenansicht der Stützleiste (aus einem radialen Tentakellängsschnitt); bei einer Anzahl der-

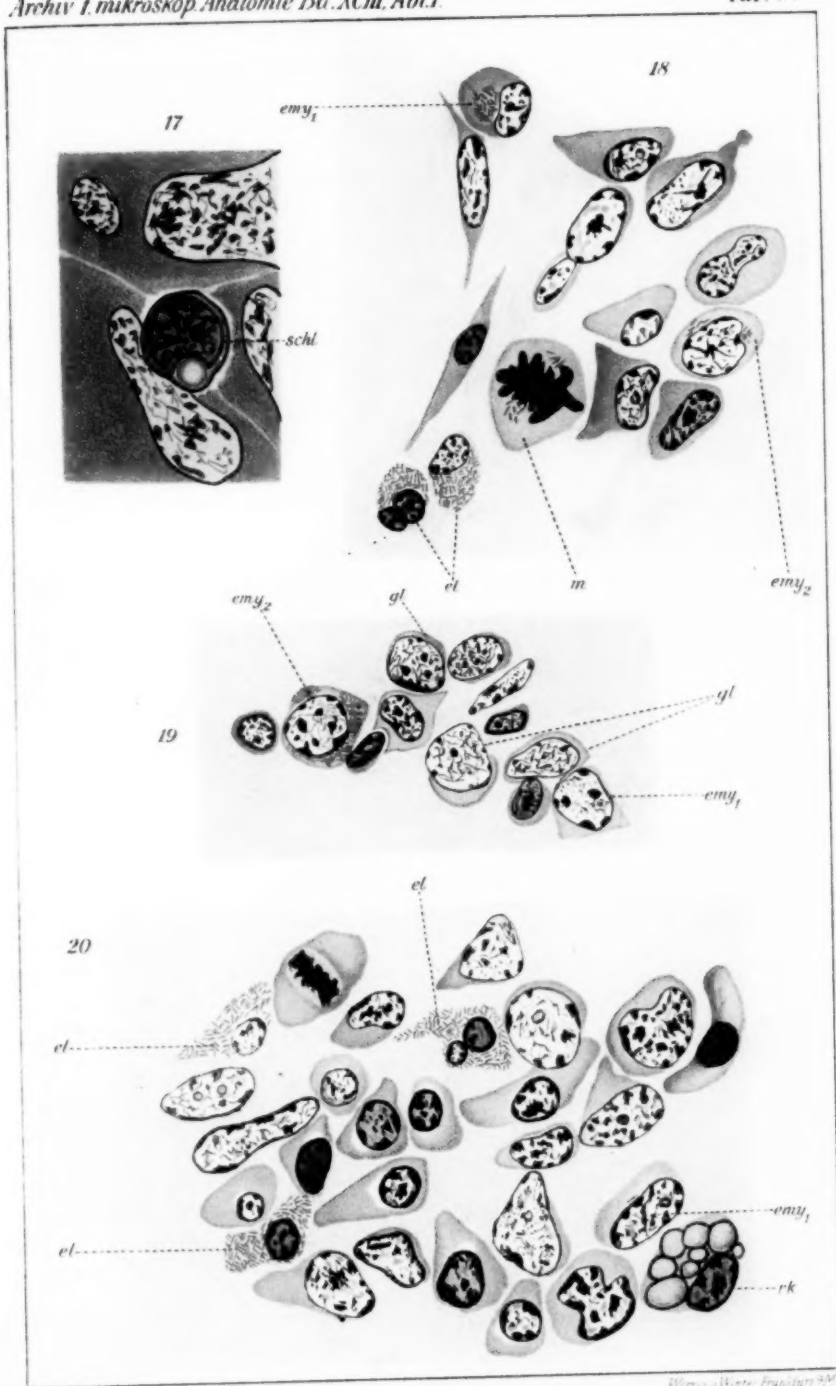
selben ist der Abgang der Verbindungsfasern (F) zu beobachten. Fixierung Formol; Färbung Delafields Hämatoxylin, Eosin; Vergr. 500 : 1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Okular 4).

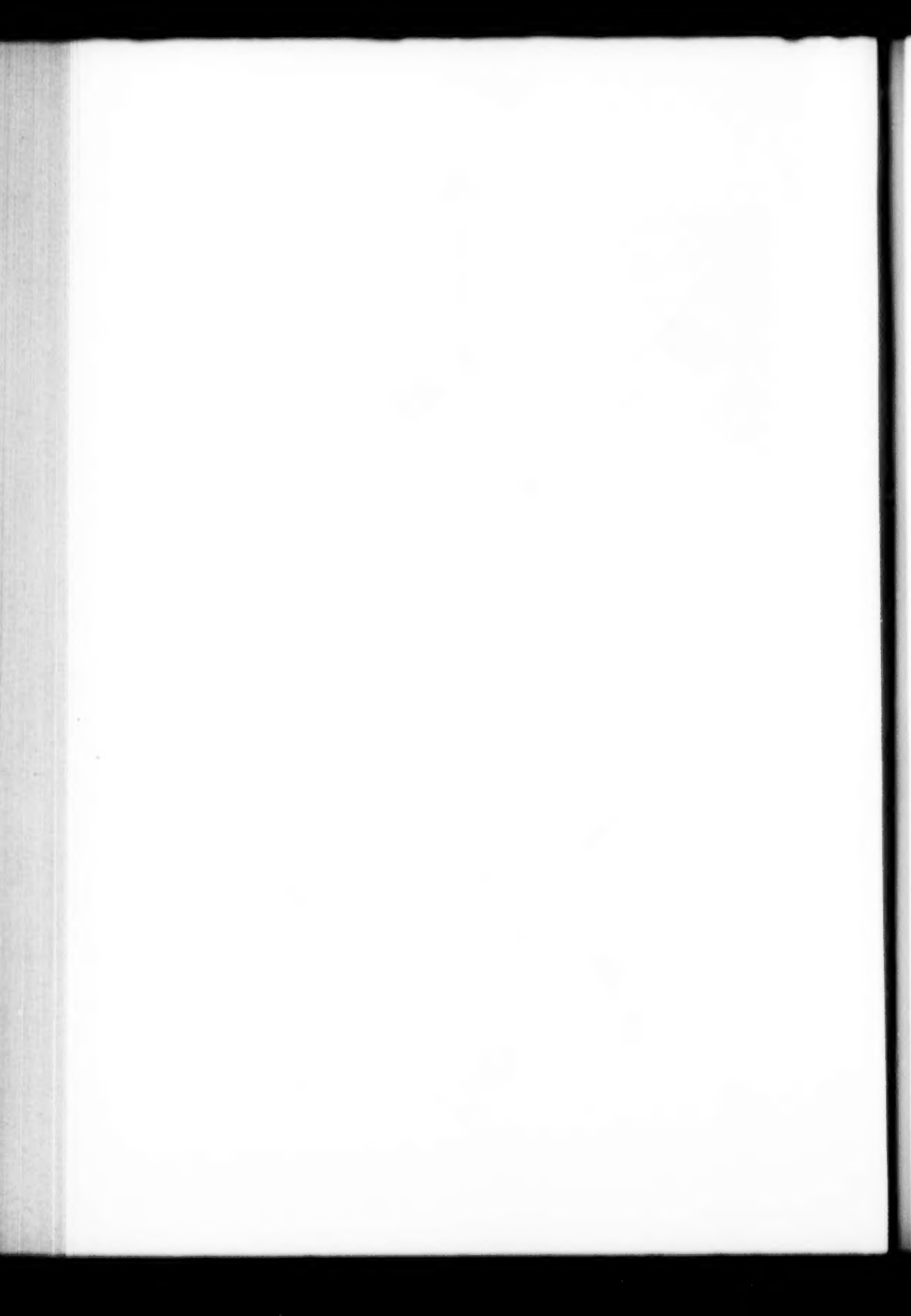
Fig. 6. Stützleiste (L) mit den anhaftenden Myoinen (M) im Querschnitt (nach einem tangentialen Tentakellängsschnitt), Fixierung Formol, Färbung Delafields Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 500 : 1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Okular 4).

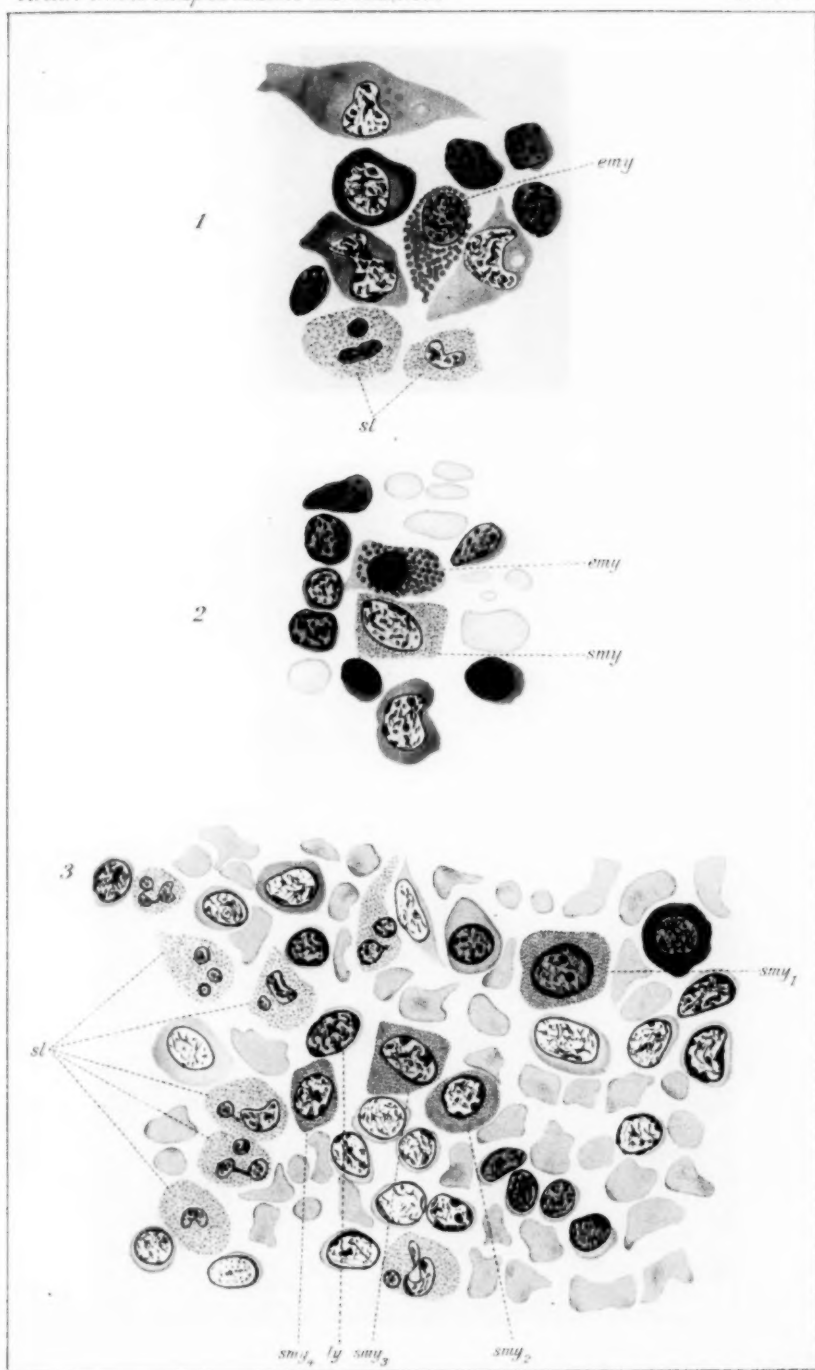
7
1.
1
11
1
1
1

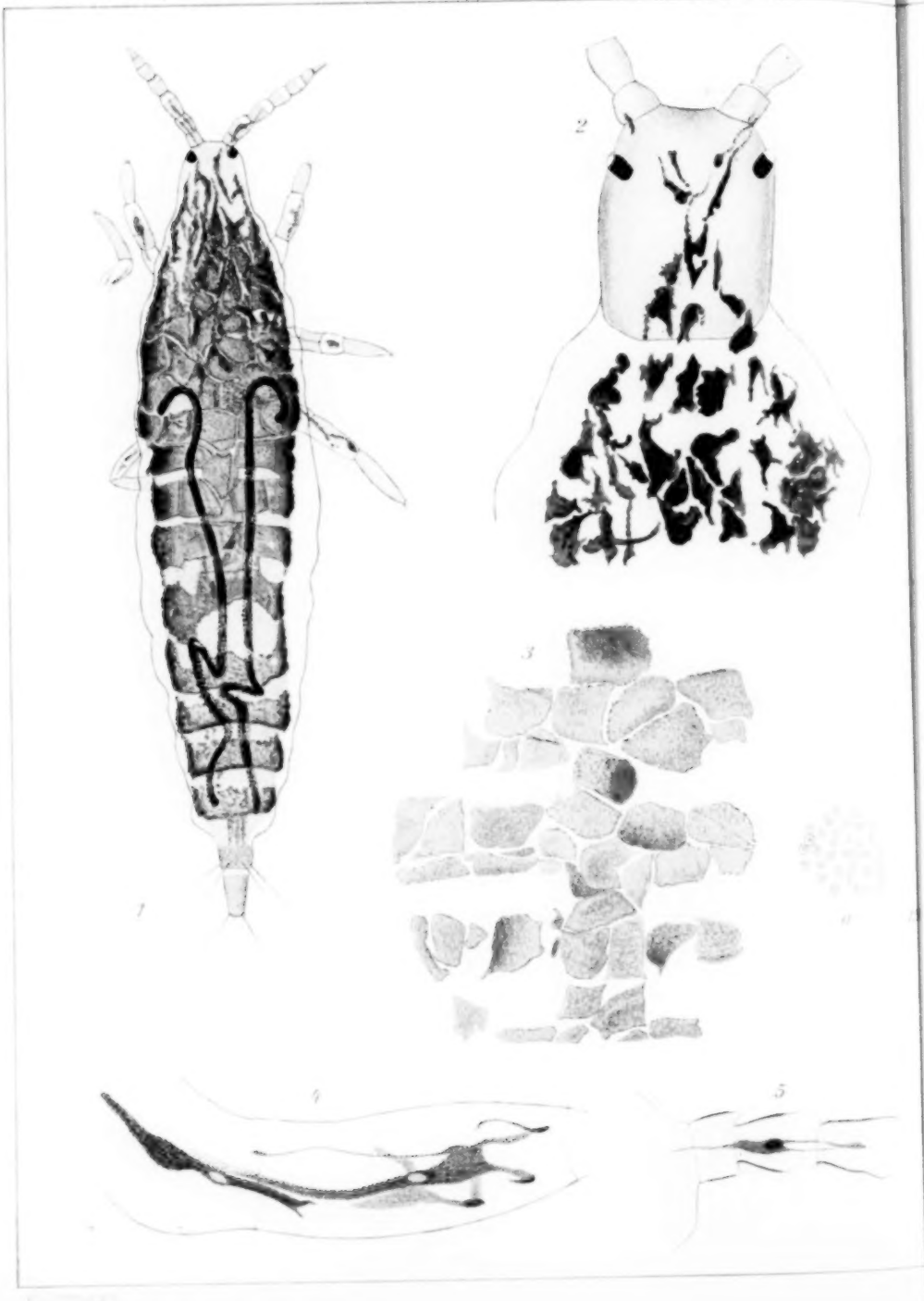


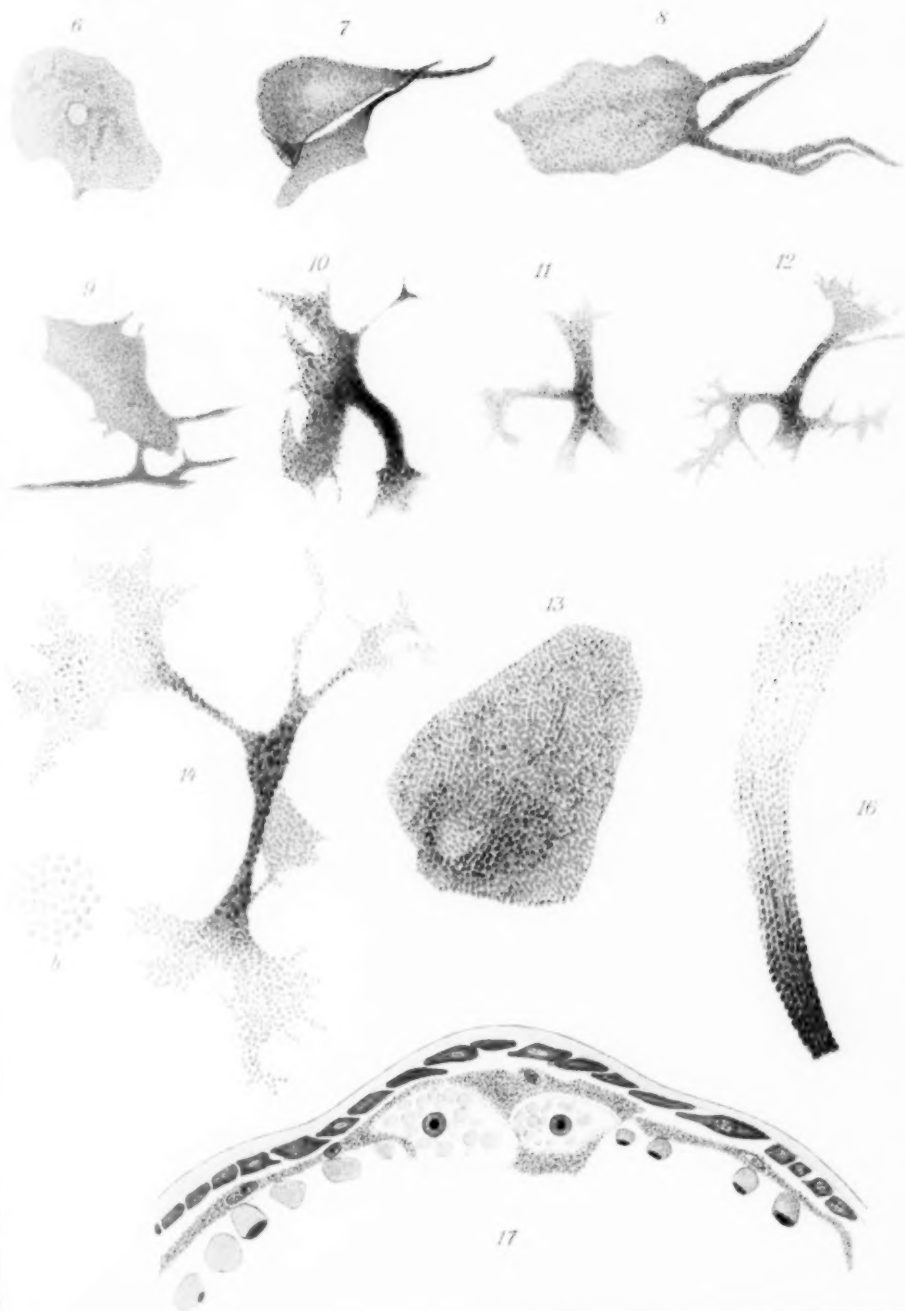


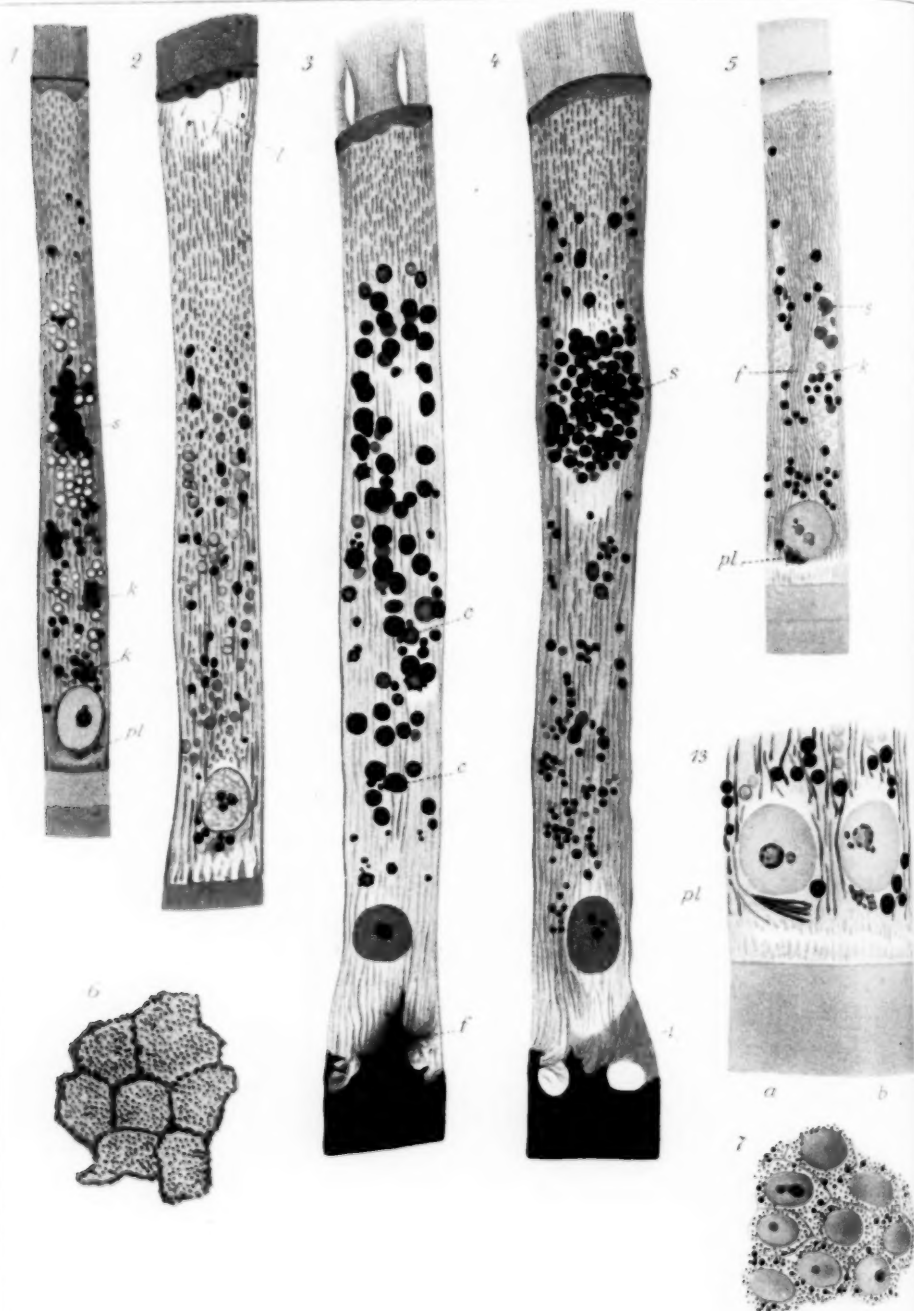


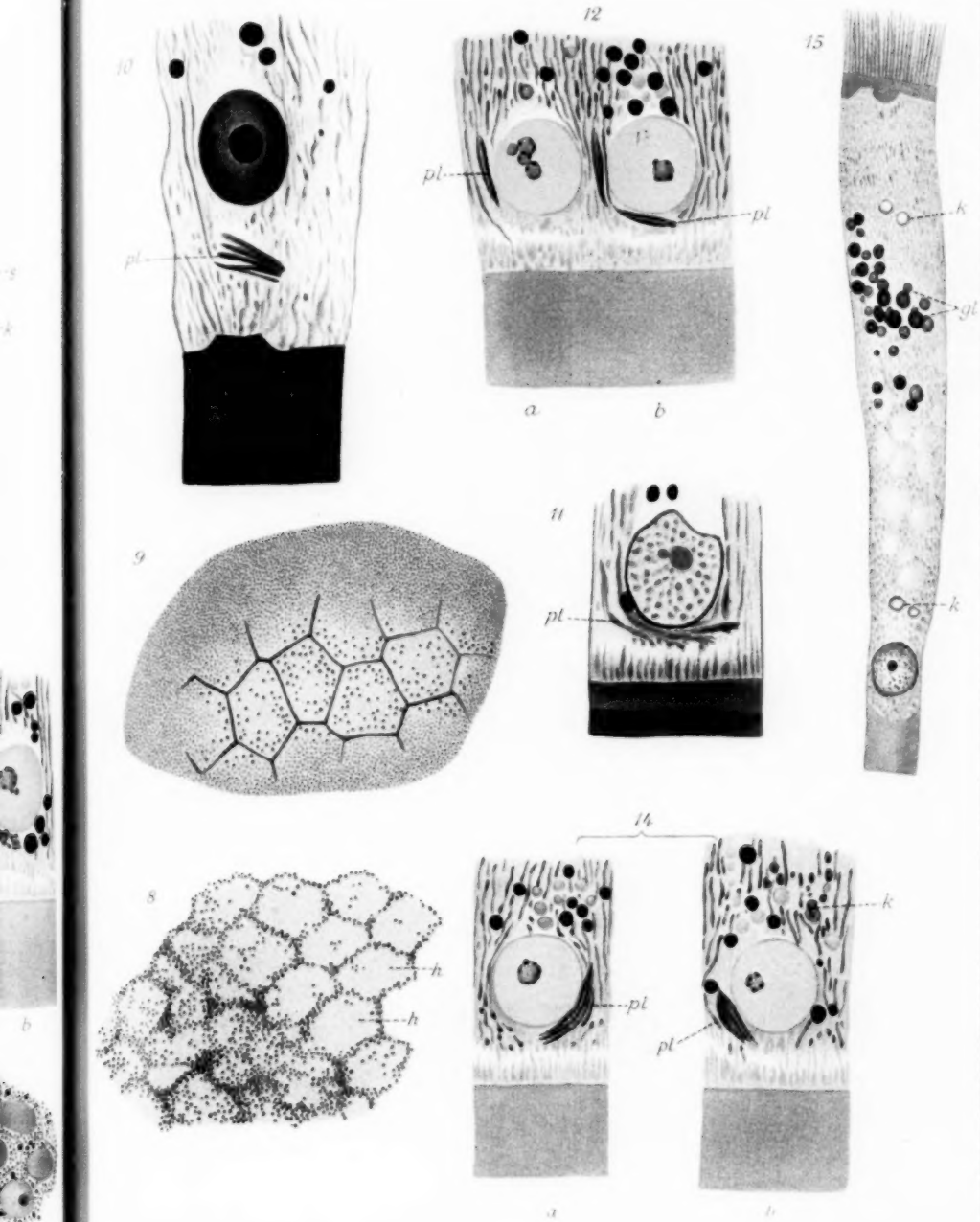




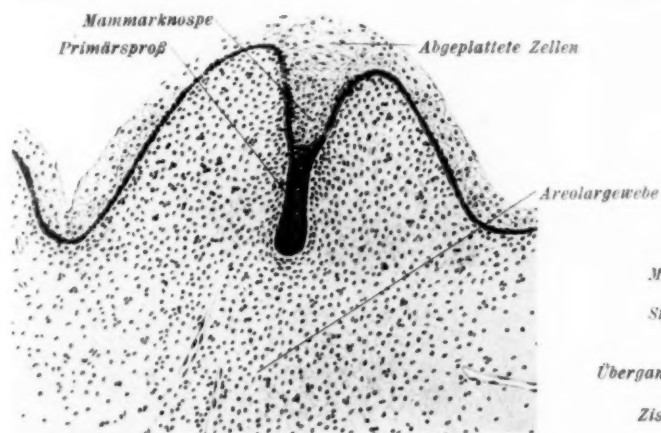




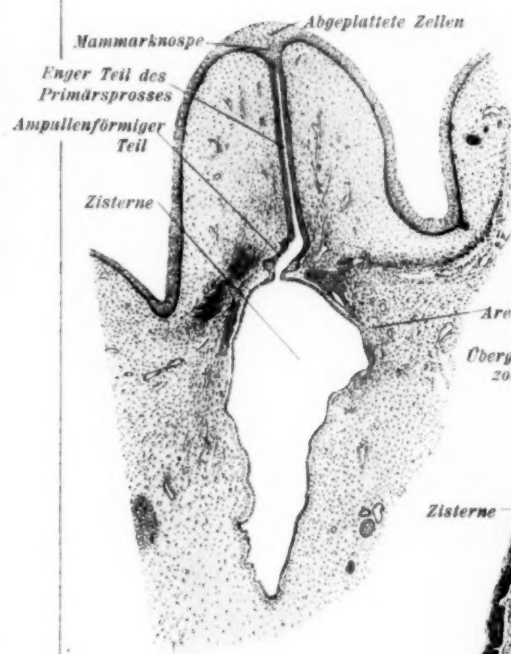




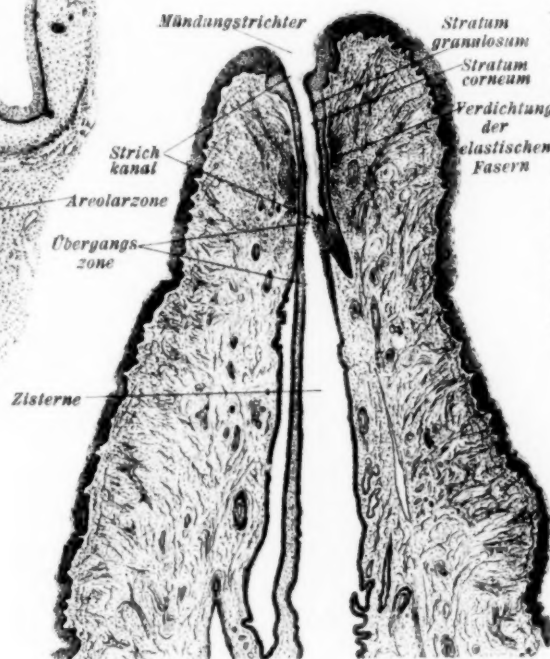
En
Pr
Anpu



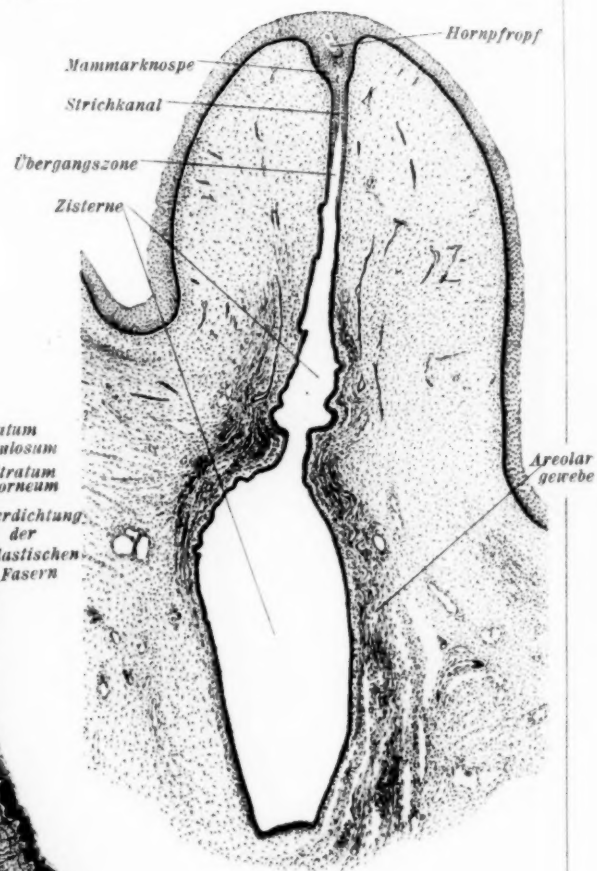
1



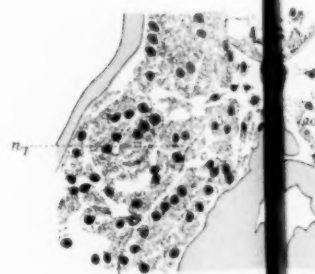
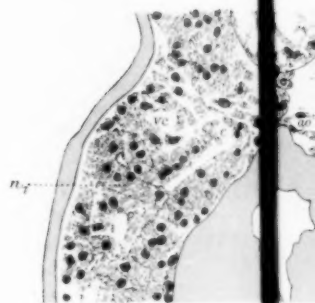
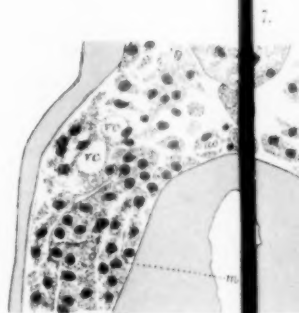
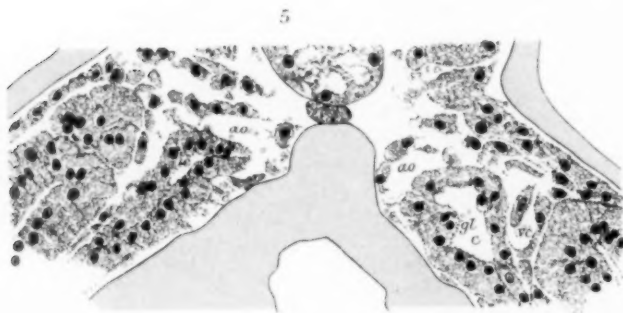
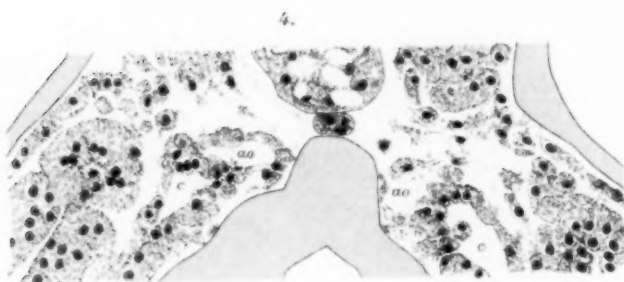
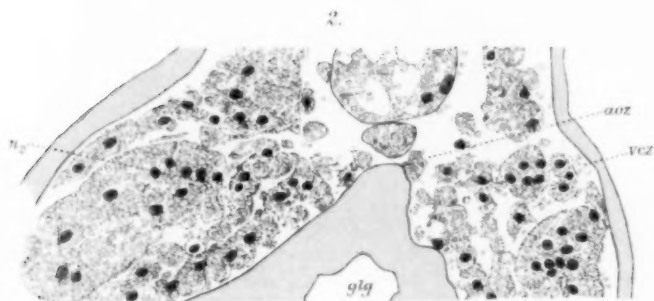
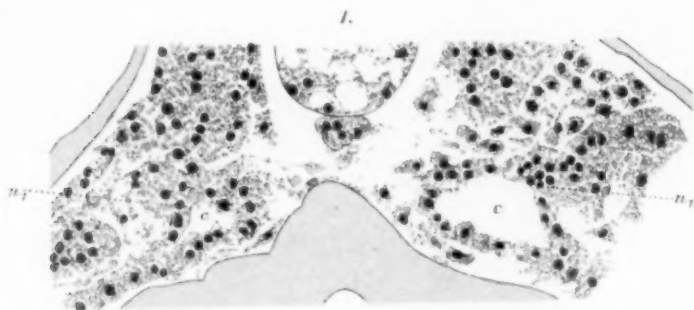
2



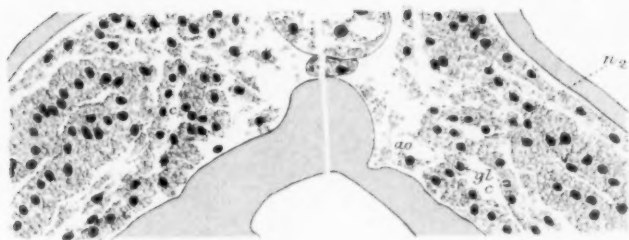
3



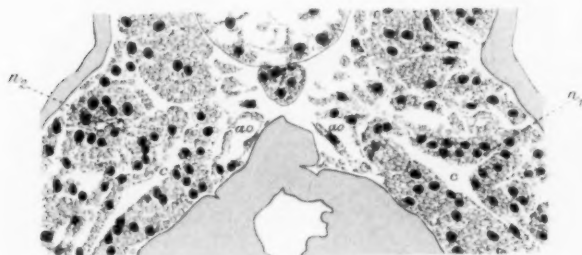
4



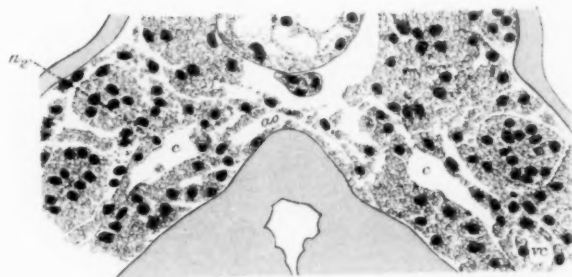
6.



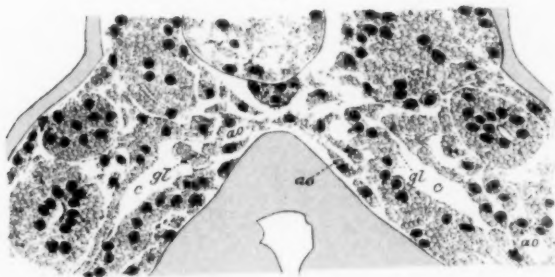
10.



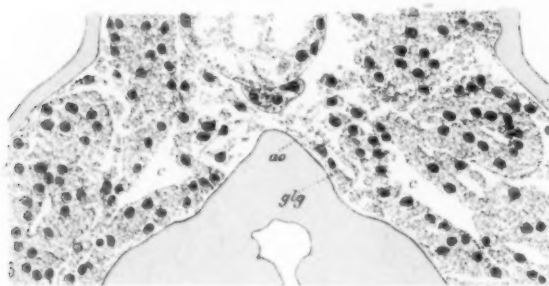
11.



12.



13.



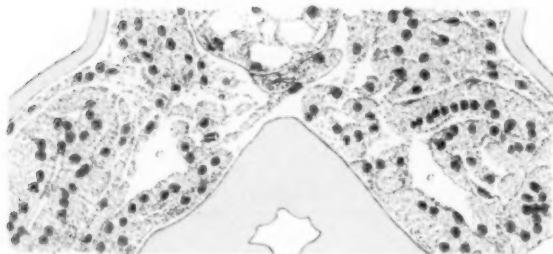
n₂

ph

d

ad

14.

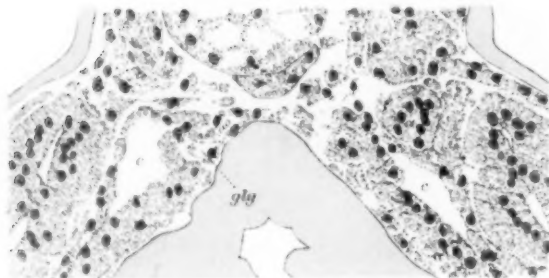


n₂

ph

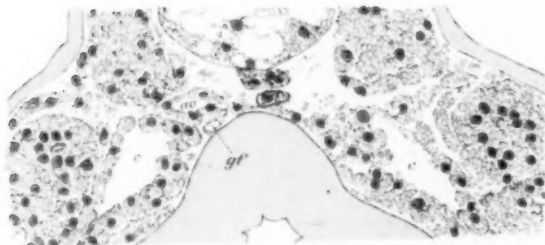
u

15.

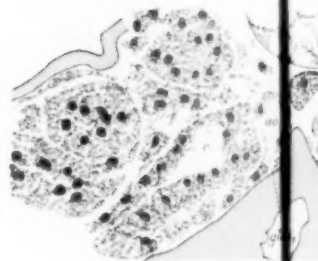


glg

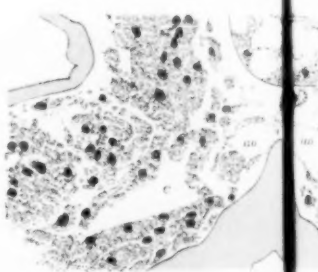
16.



glg

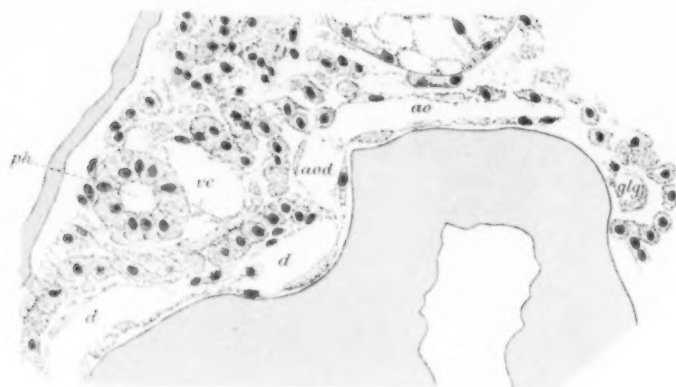


17.

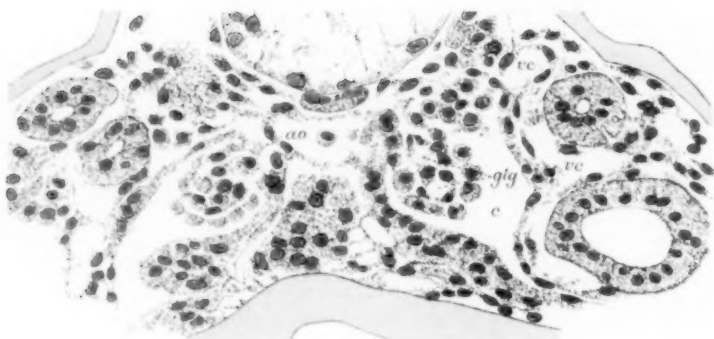


18.

24.



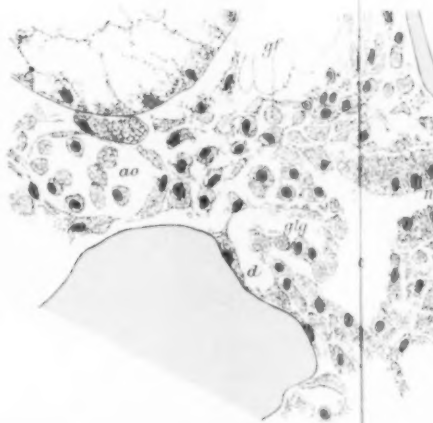
26.



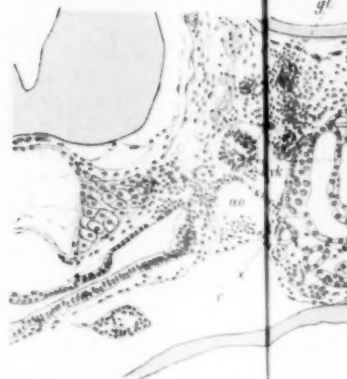
30.



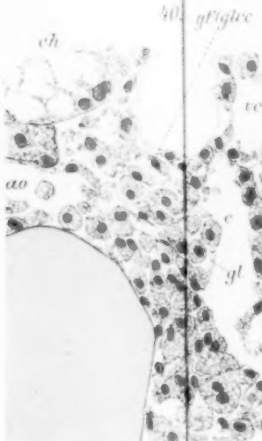
31.

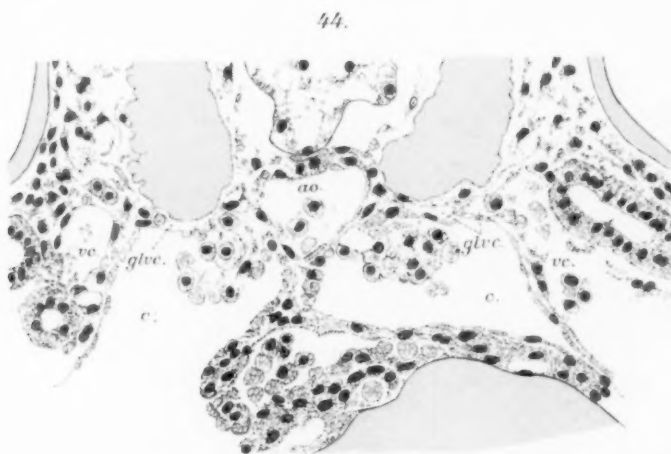
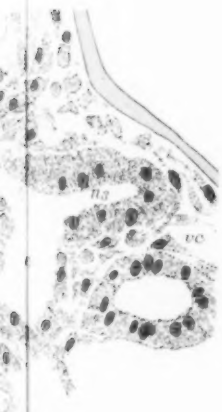
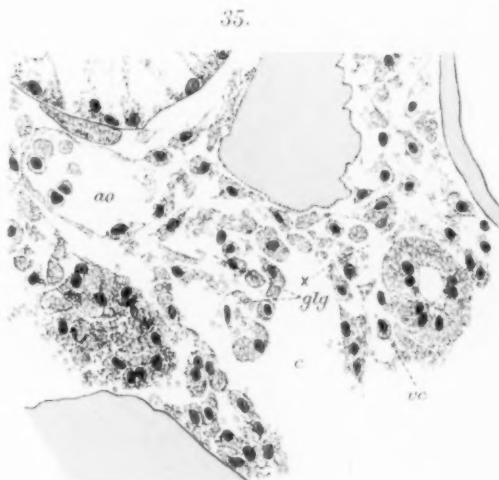
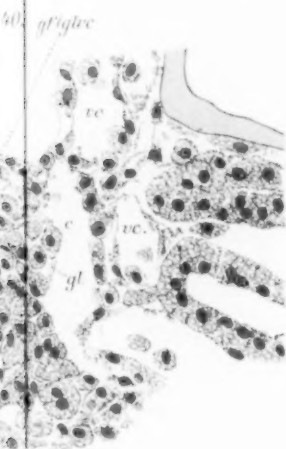
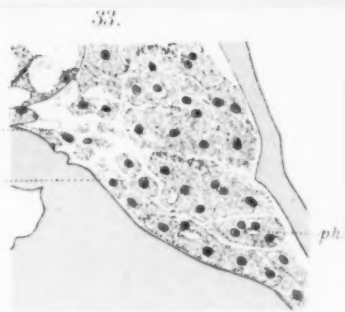
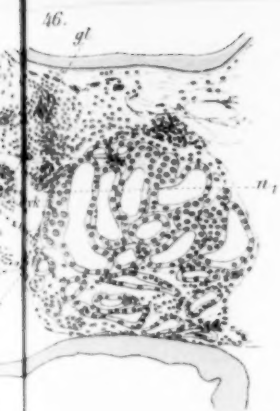


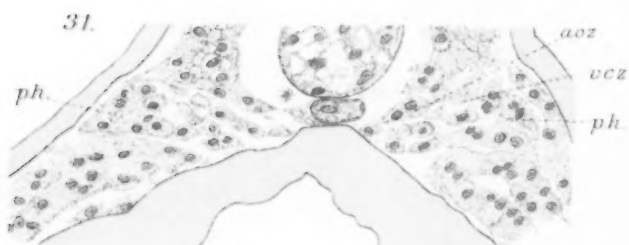
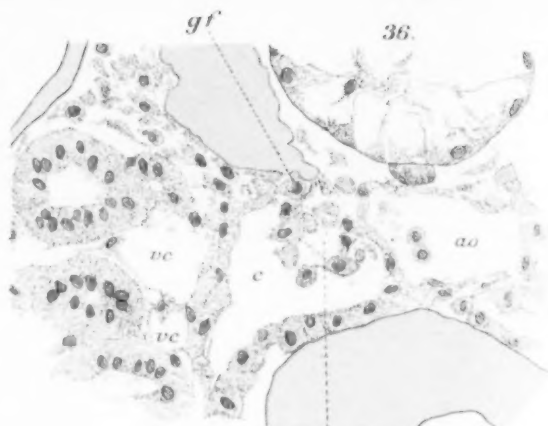
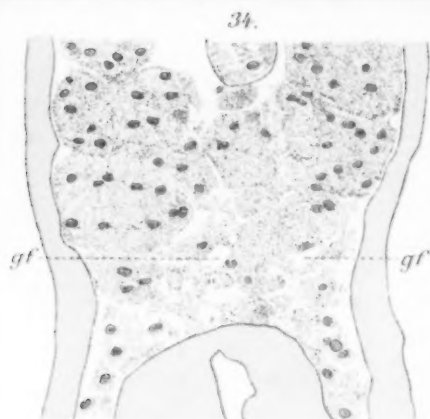
46.



40.

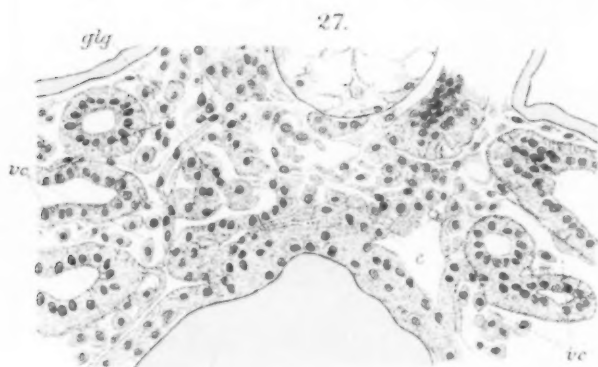
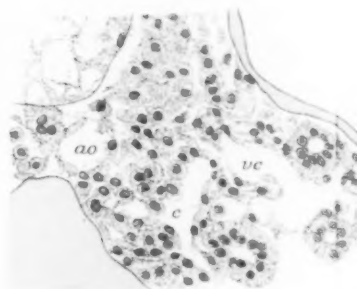






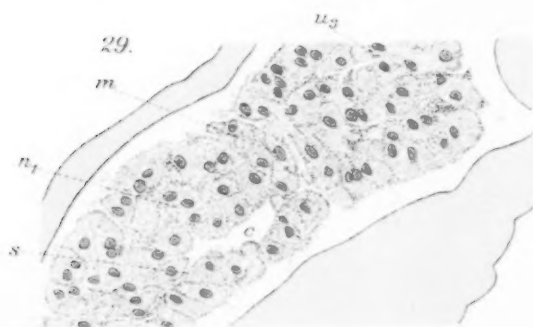
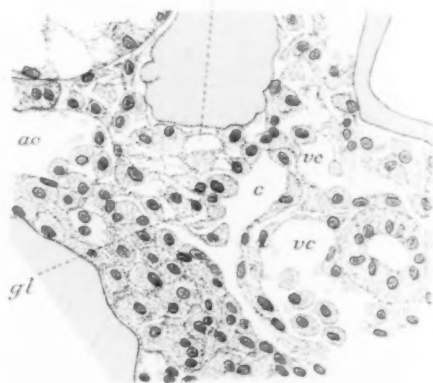
glg

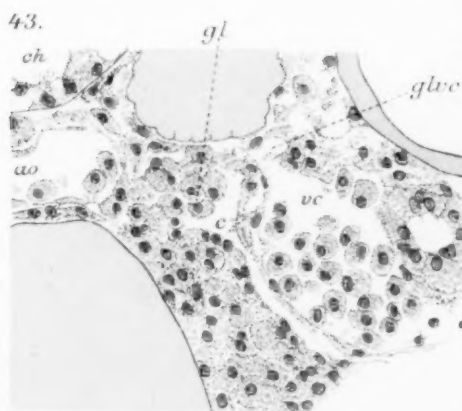
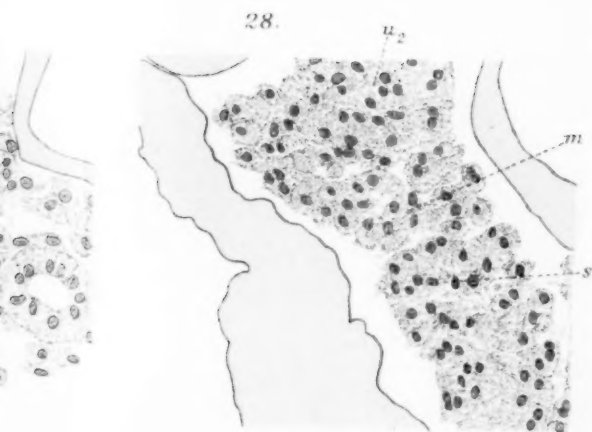
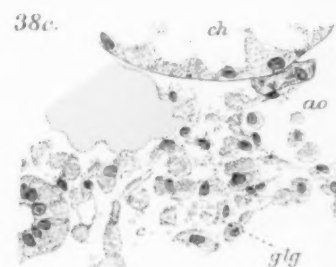
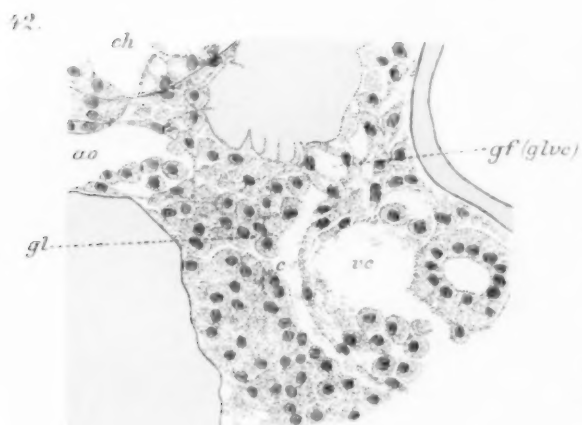
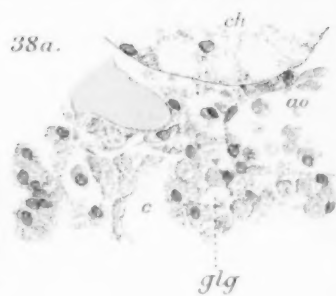
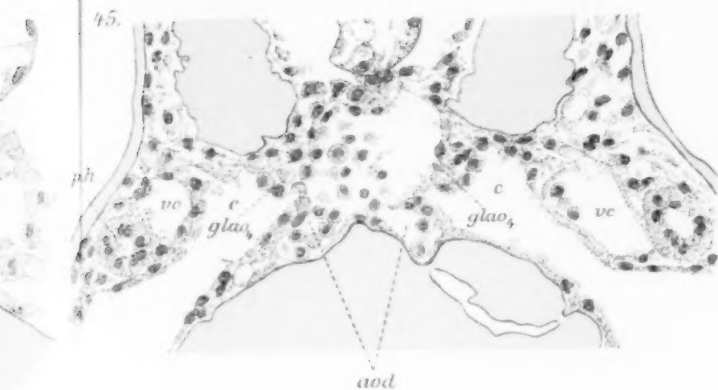
39.



41.

gl (glvc)





96

2

1

1

c

2

1

15

1

2

5

2

1

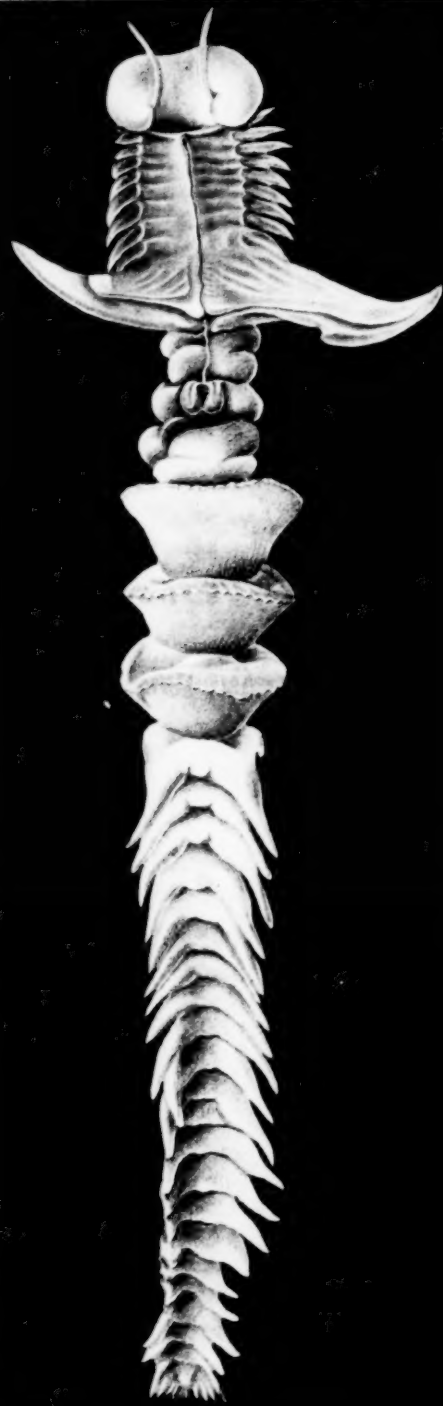
1

3

2

1

10

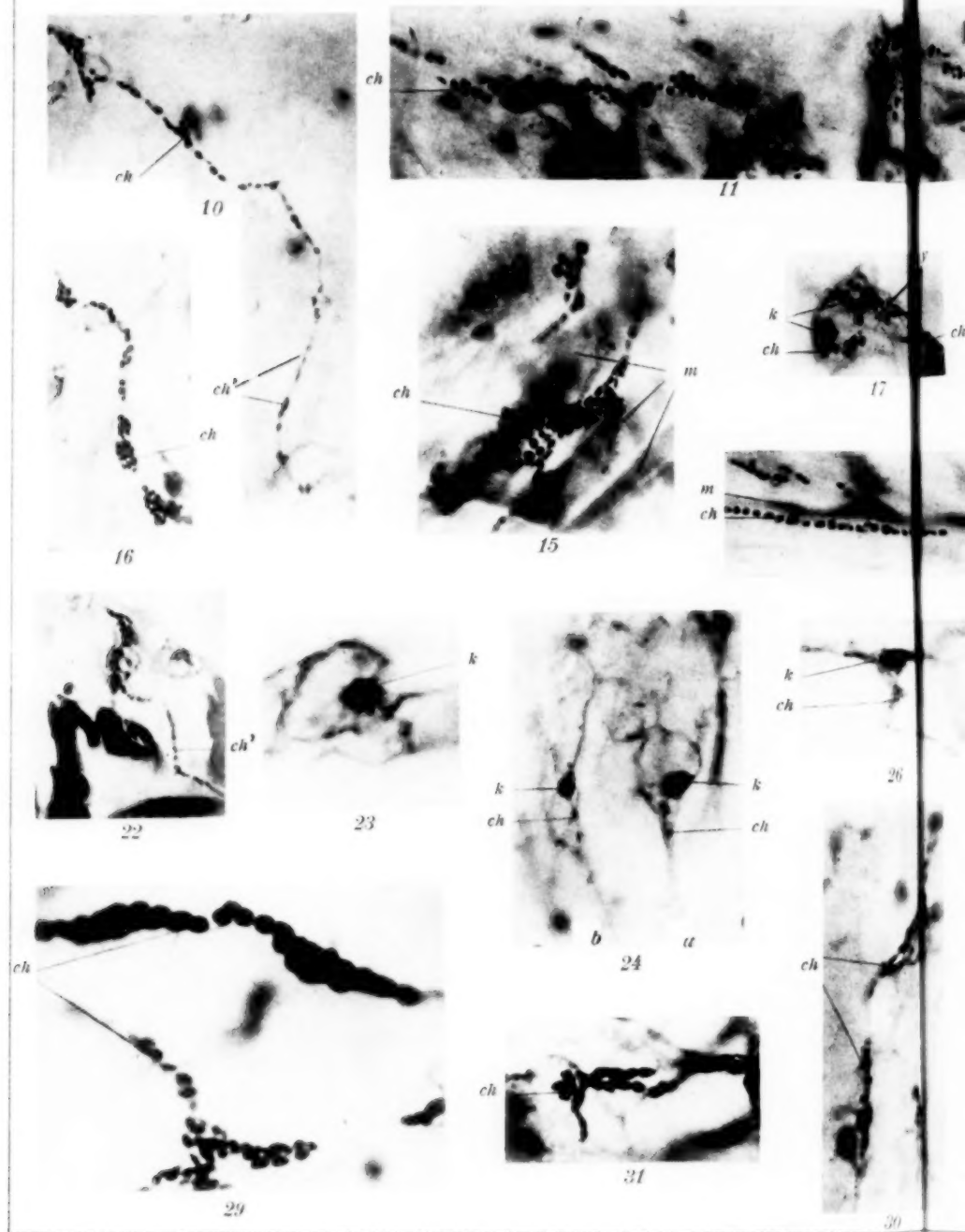


1

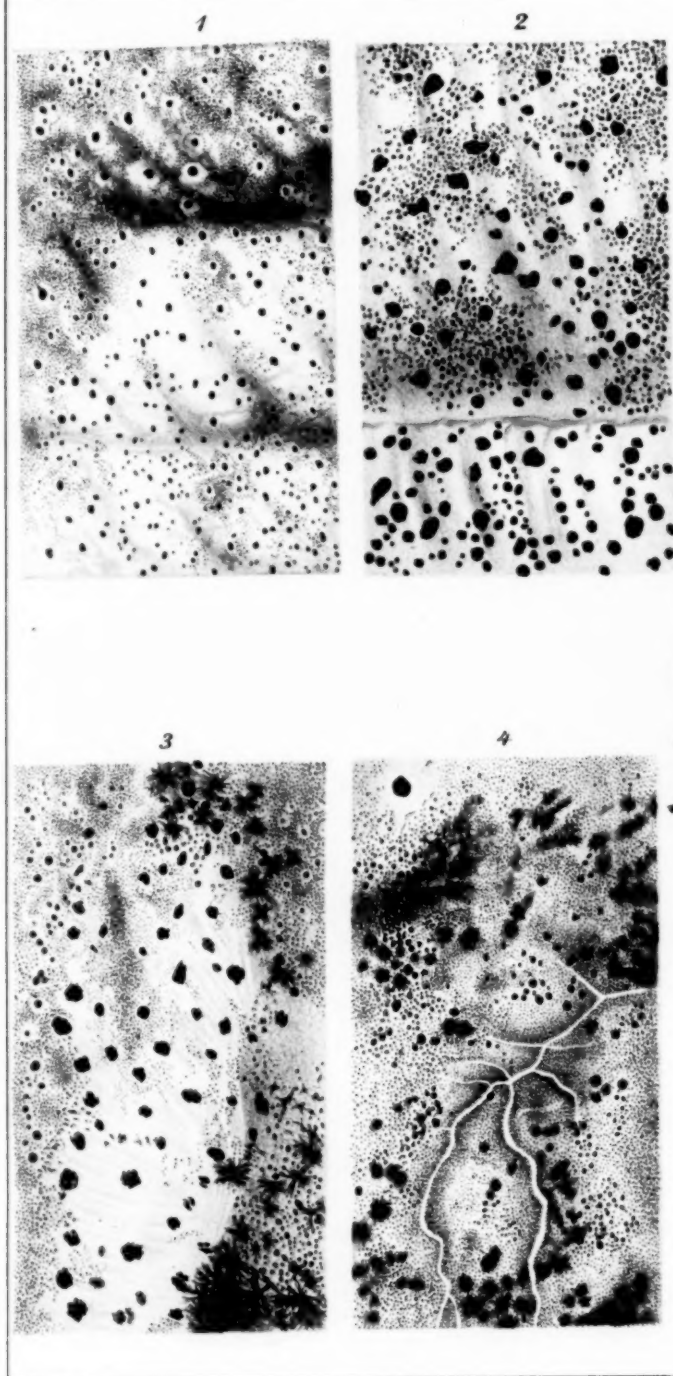
Gez. Trojan



Lith. Anat. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

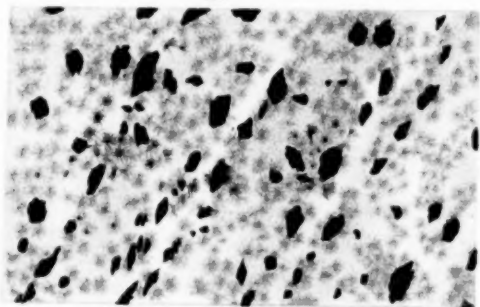




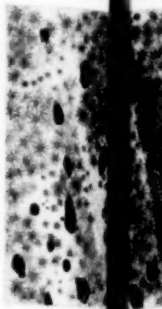




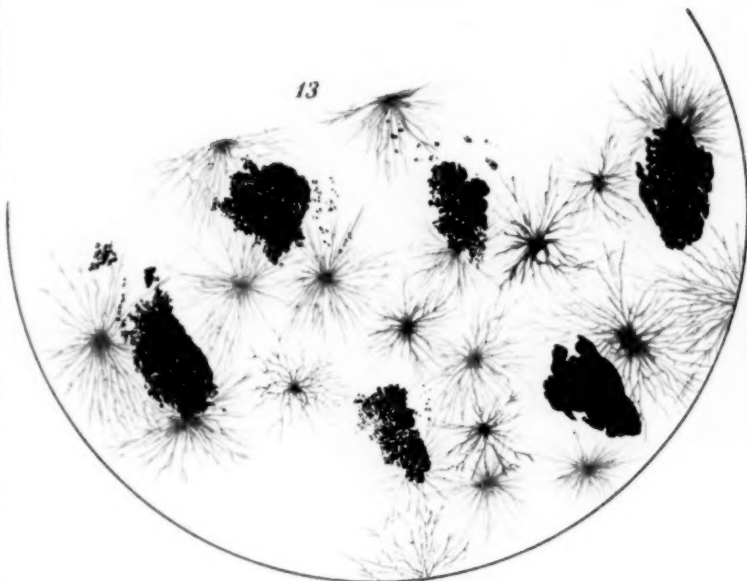
10



11



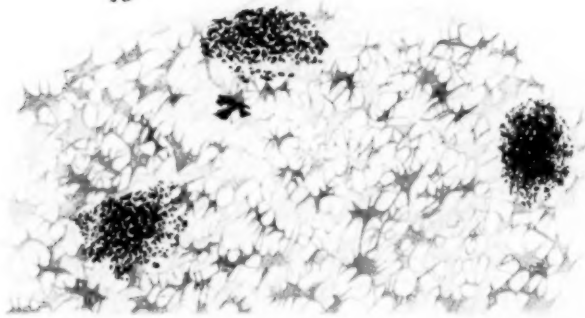
13



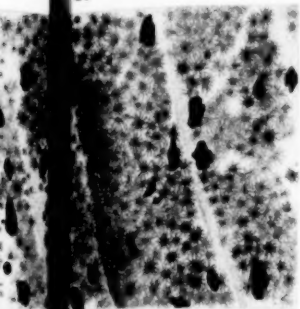
14



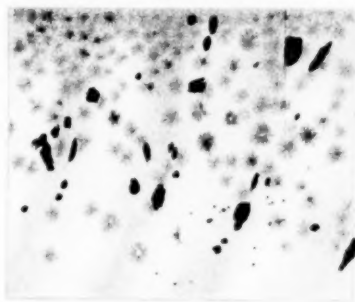
16



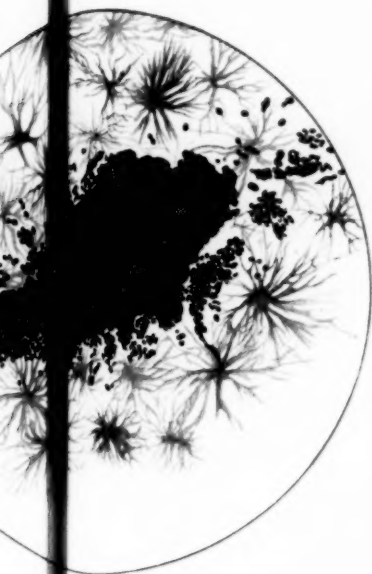
11



12



14



15



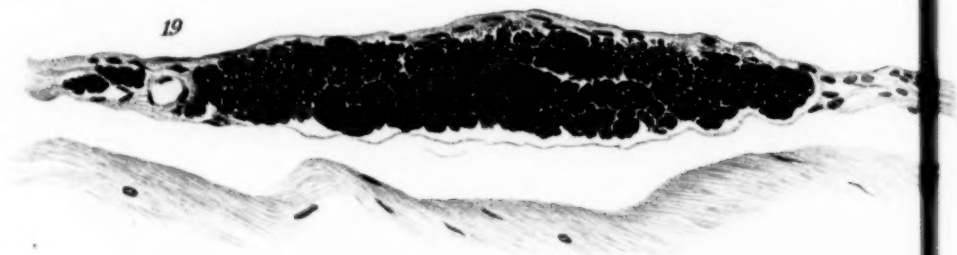
17



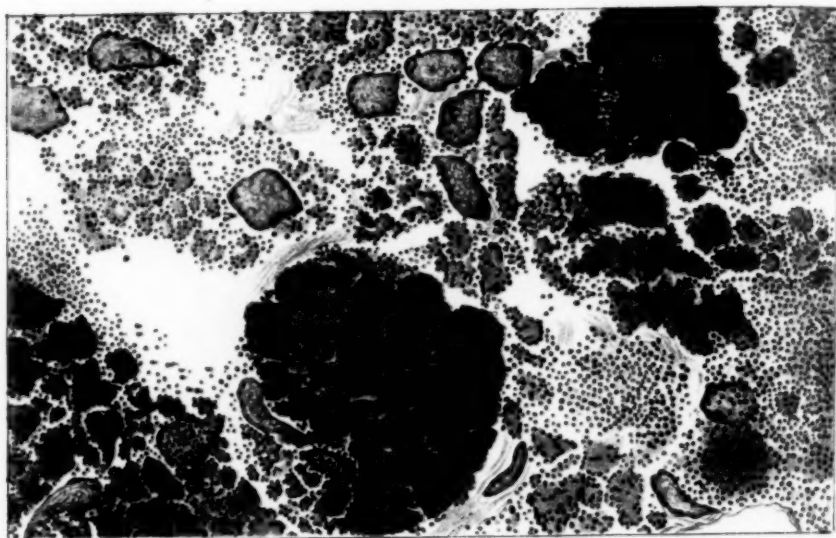
18



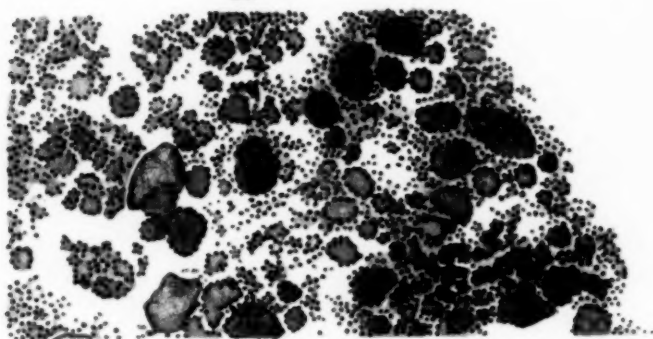
19



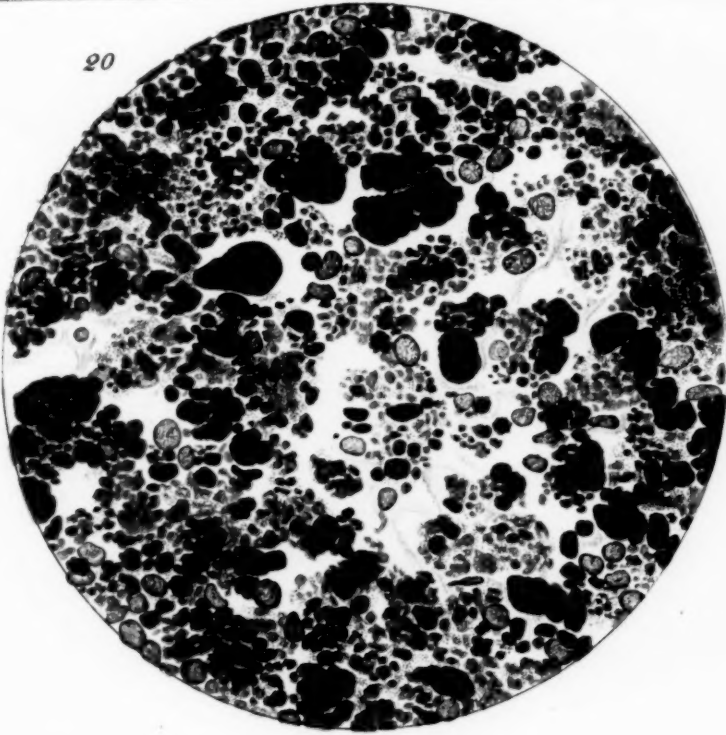
21



22



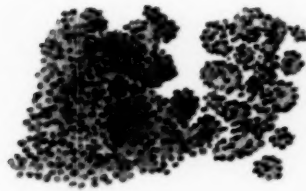
20

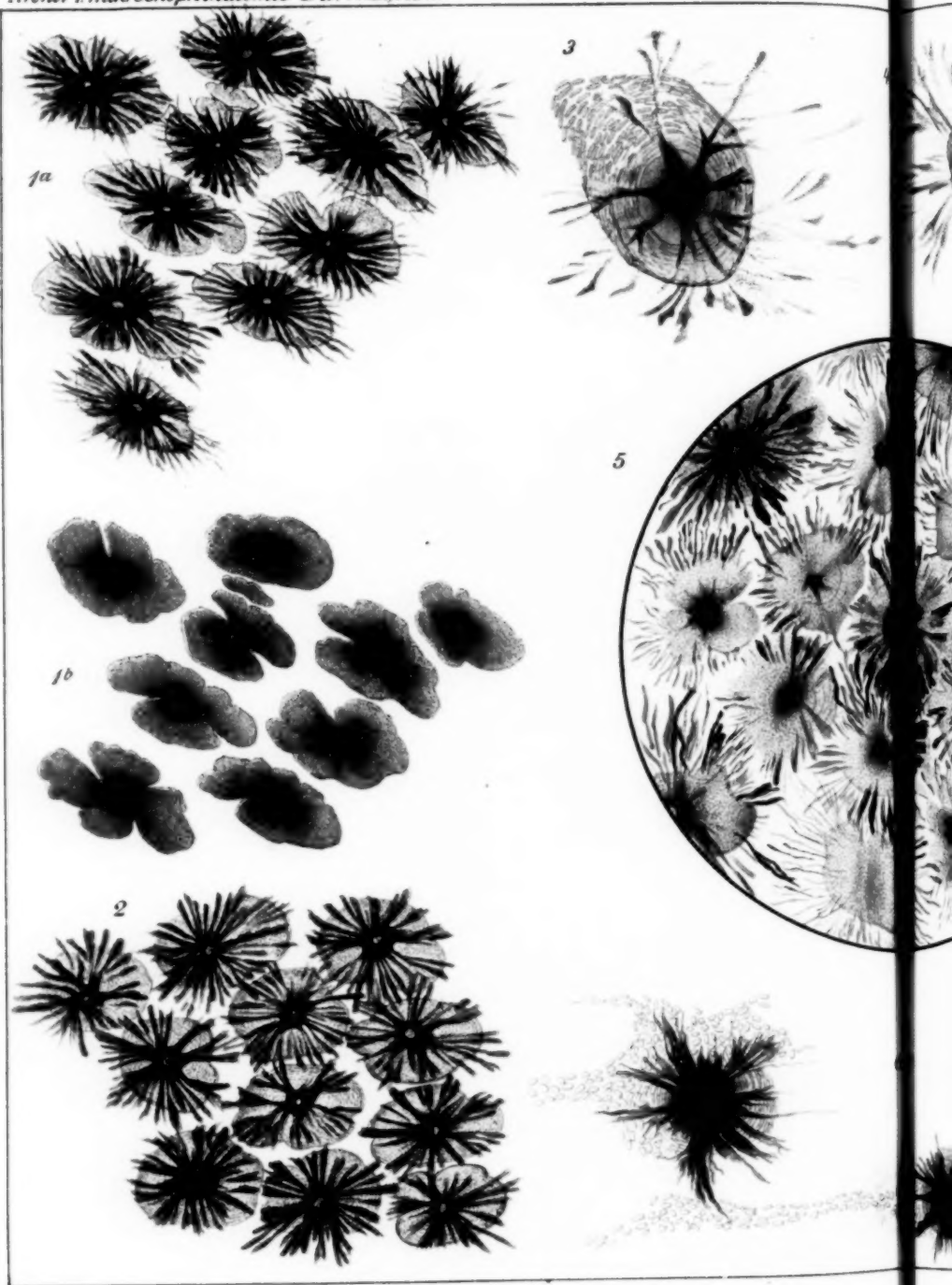


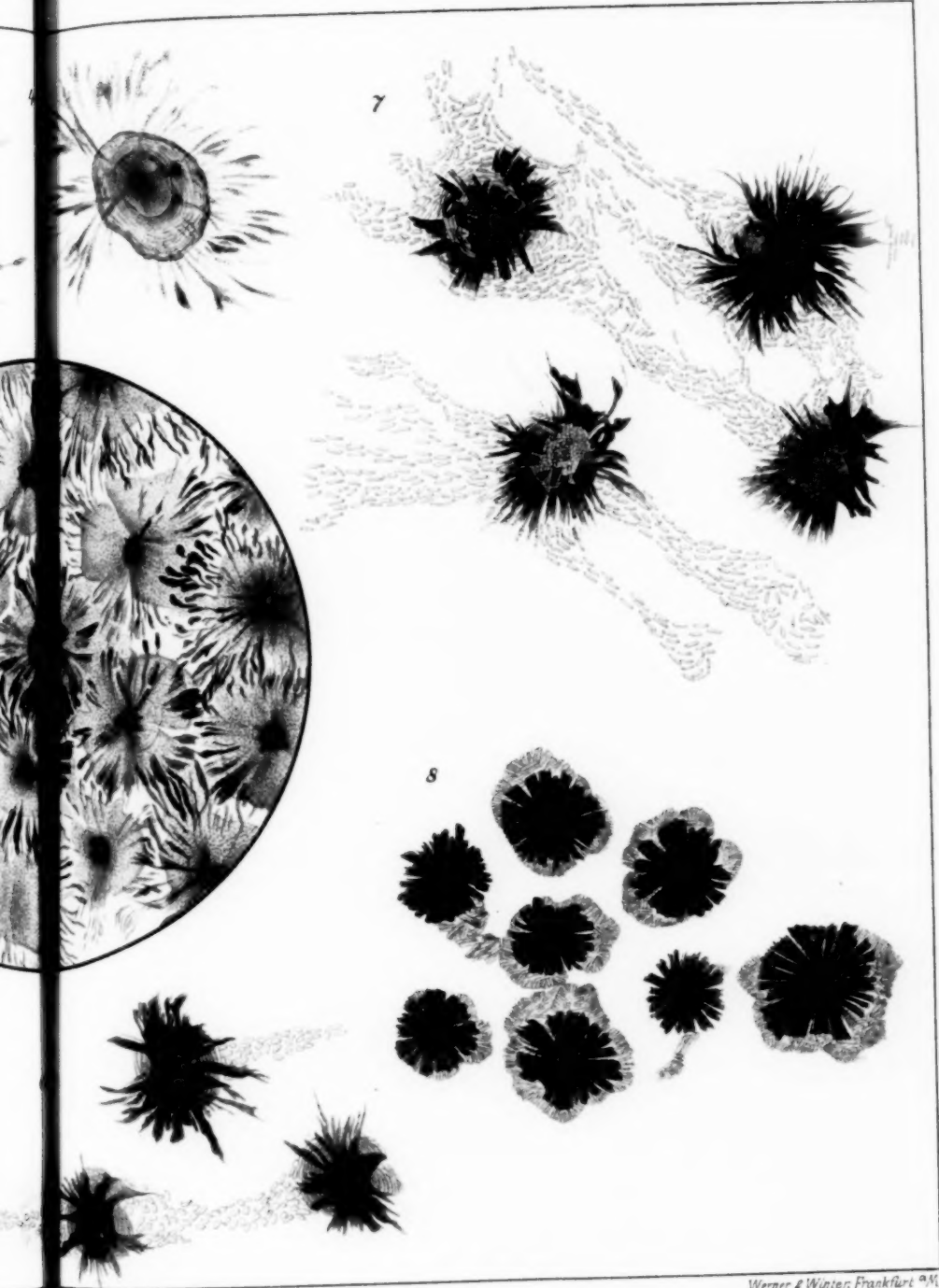
23

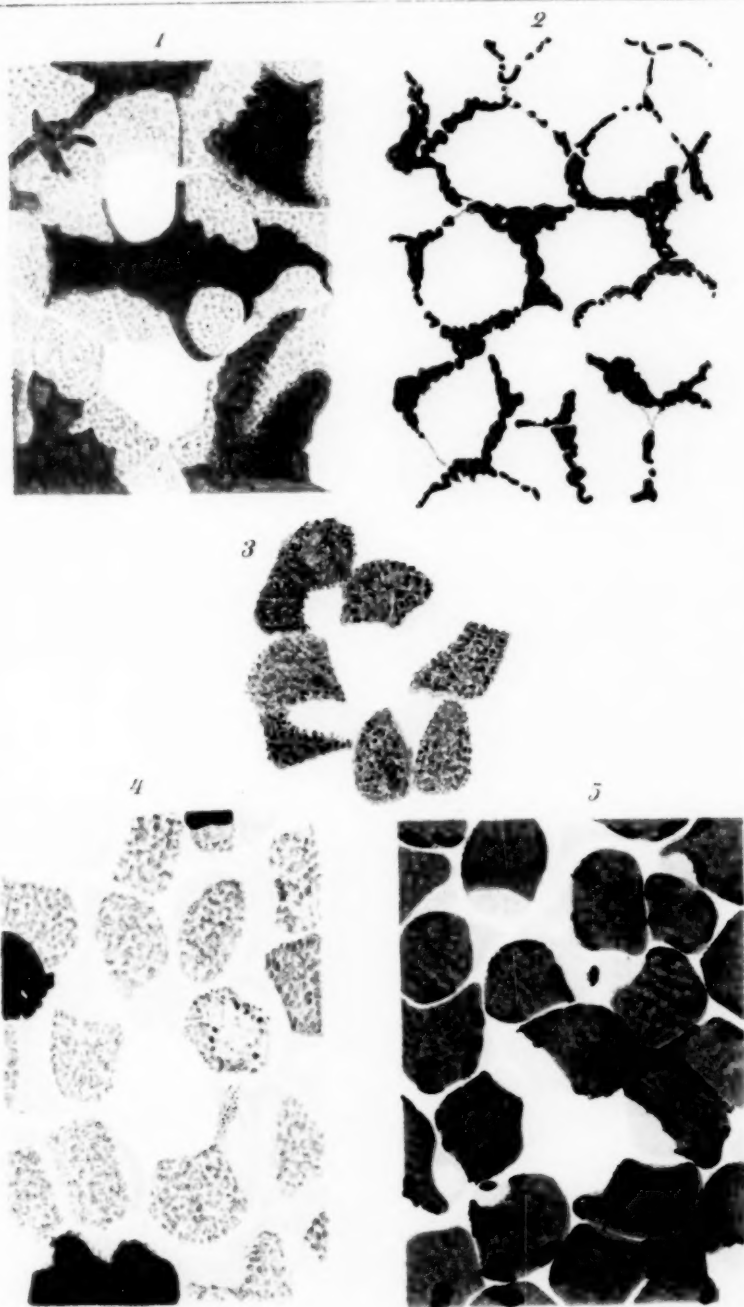


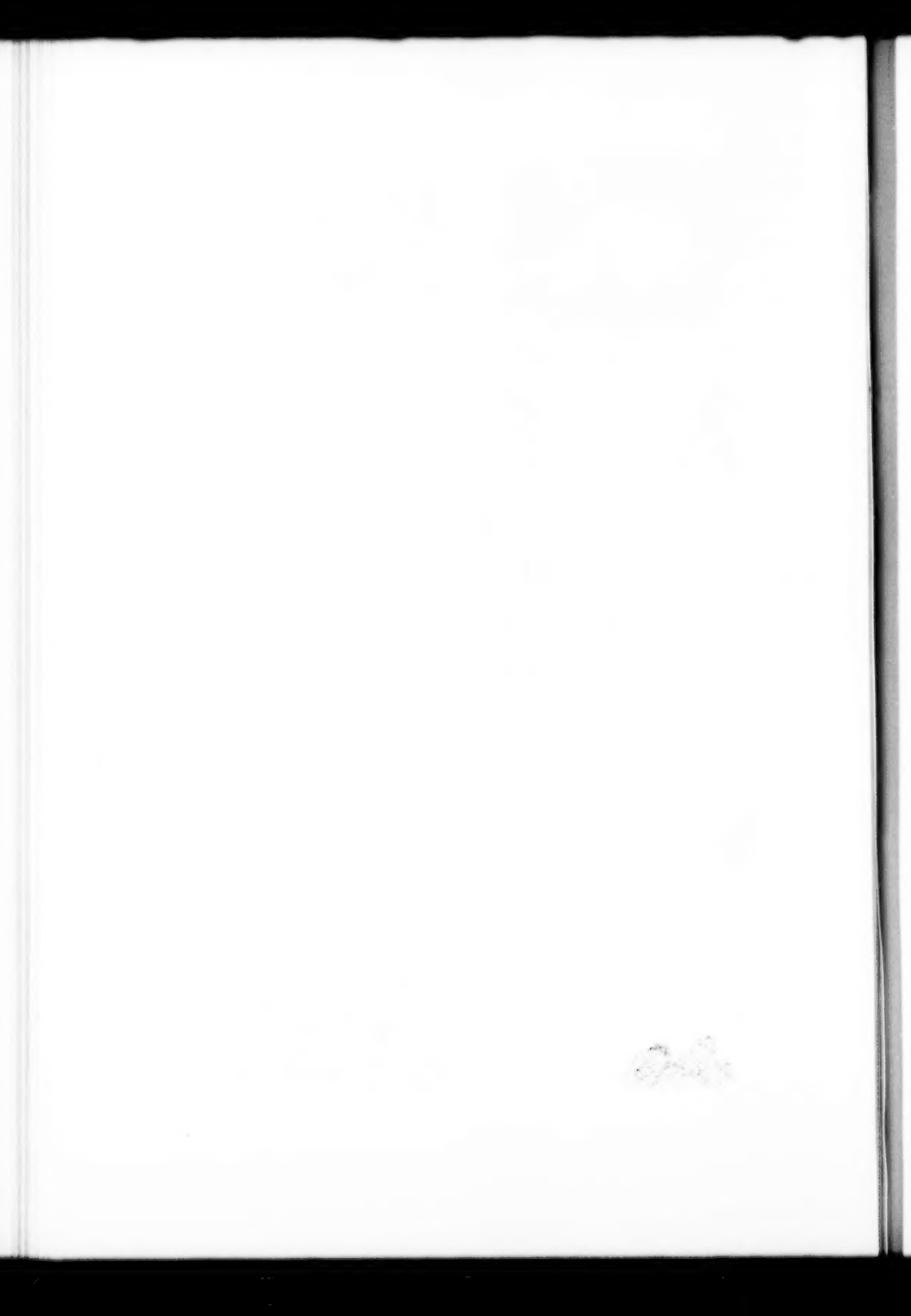
24







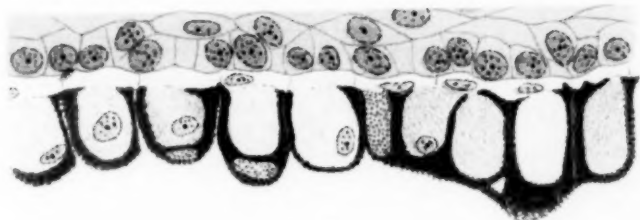




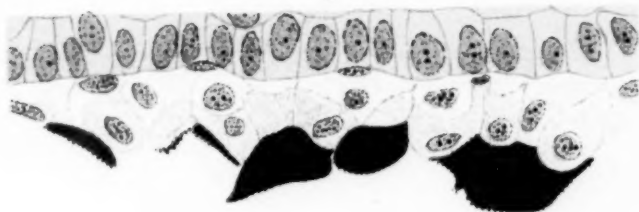
6



7



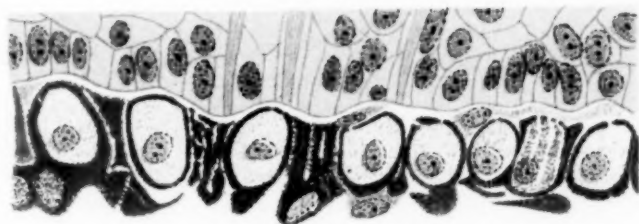
8

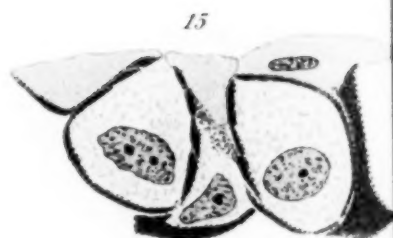
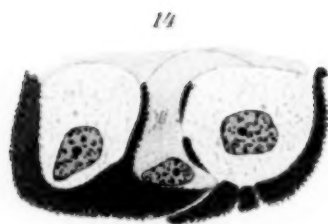
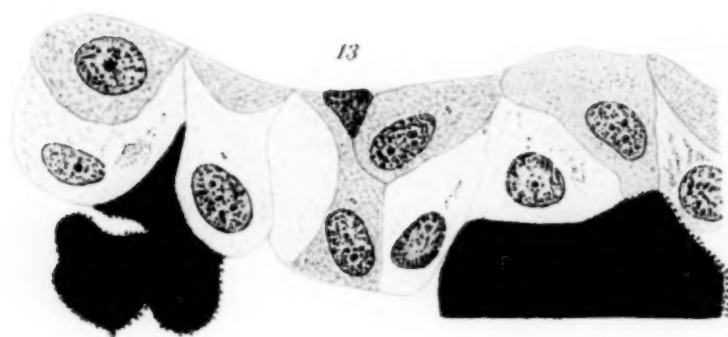
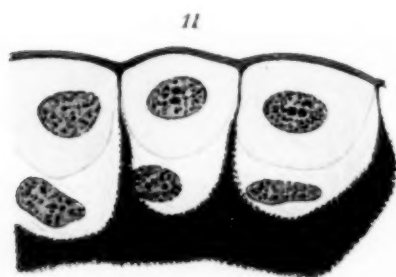


9



10





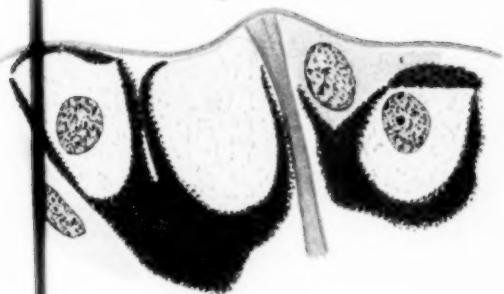
17



18



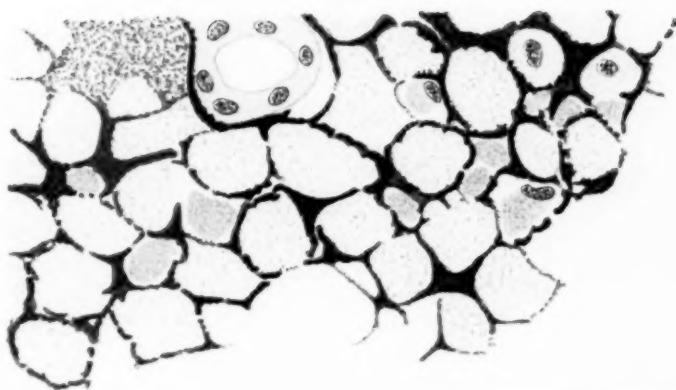
19

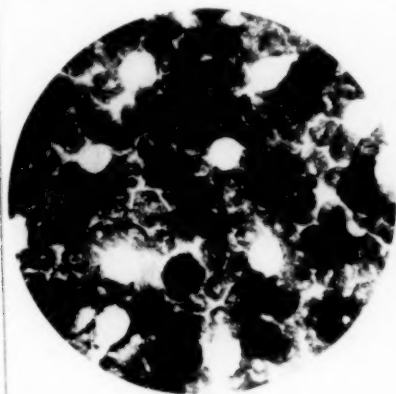


20



16

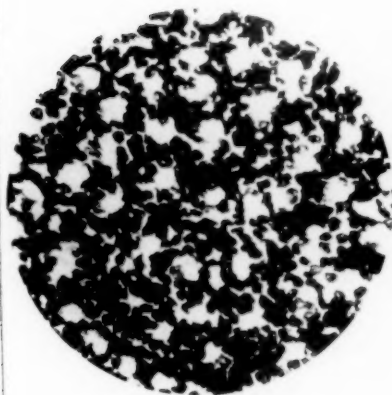




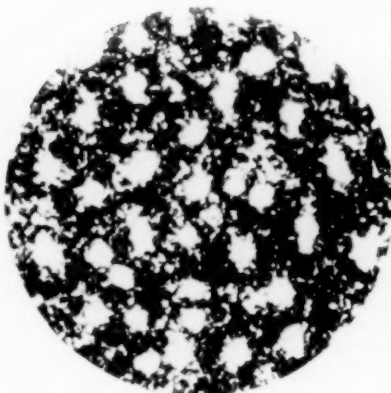
21



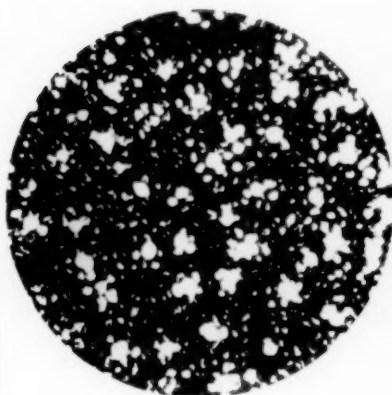
22



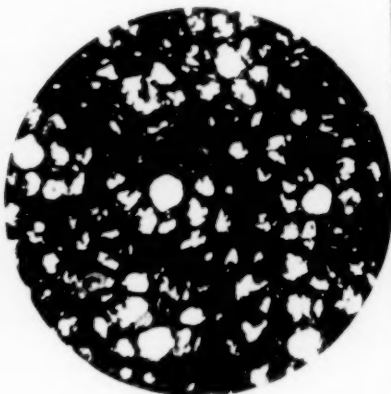
23



24



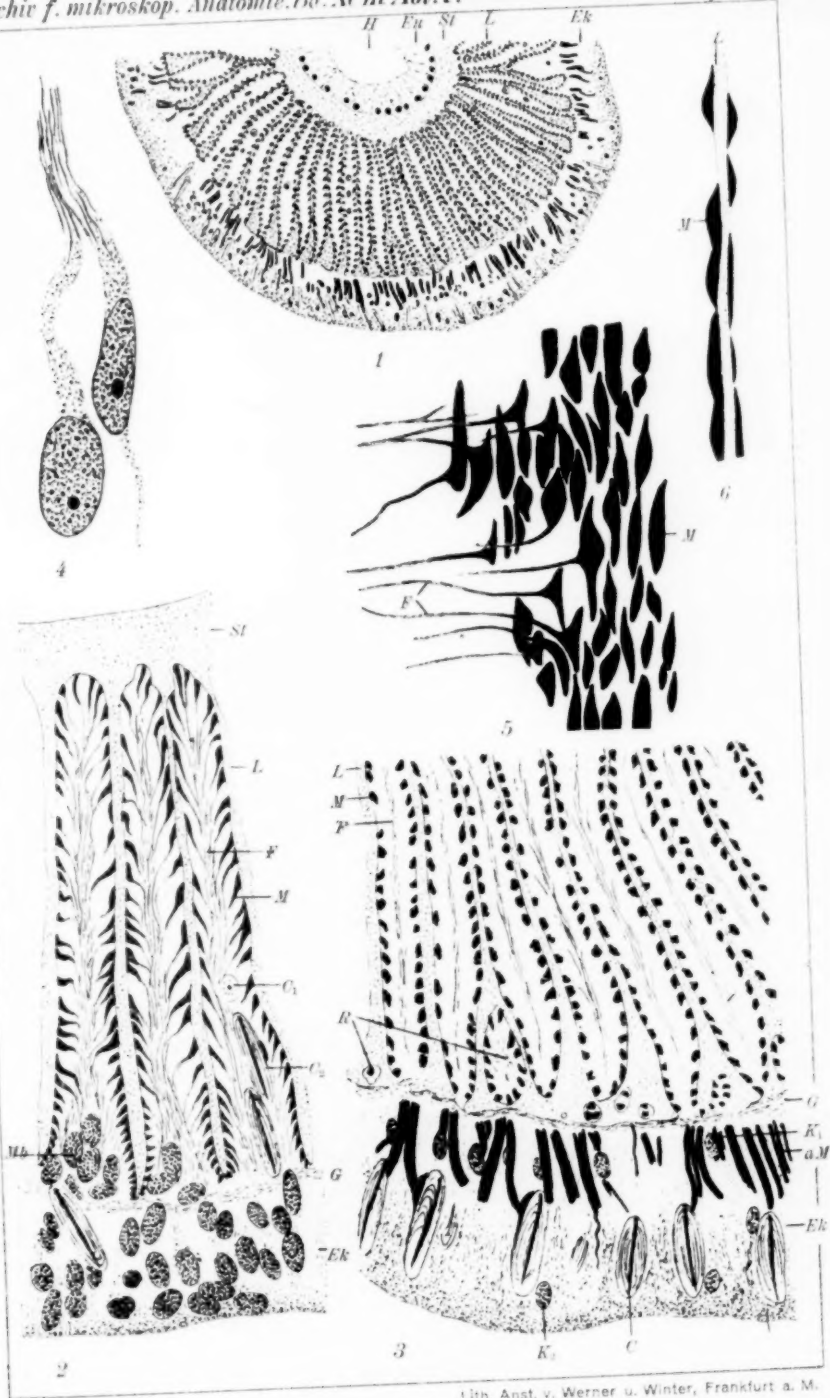
25



26

W. J. Schmiel phot.

Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



W. J. Schmidt gez.

Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

M

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. von Waldeyer-Hartz**
in Berlin

Dreiundneunzigster Band

II. Abteilung

Mit 12 Tafeln und 25 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1920

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von H. Laupp jr in Tübingen.

Inhalt.

Abteilung II.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 16. Mai 1919.

- Ueber die Samenkörner der Libellen. II. Die Spermien der Agri-
niden. Von E. Ballowitz, Münster i. W. Hierzu
Tafel I und 4 Textfiguren 1

Zweites und drittes Heft.

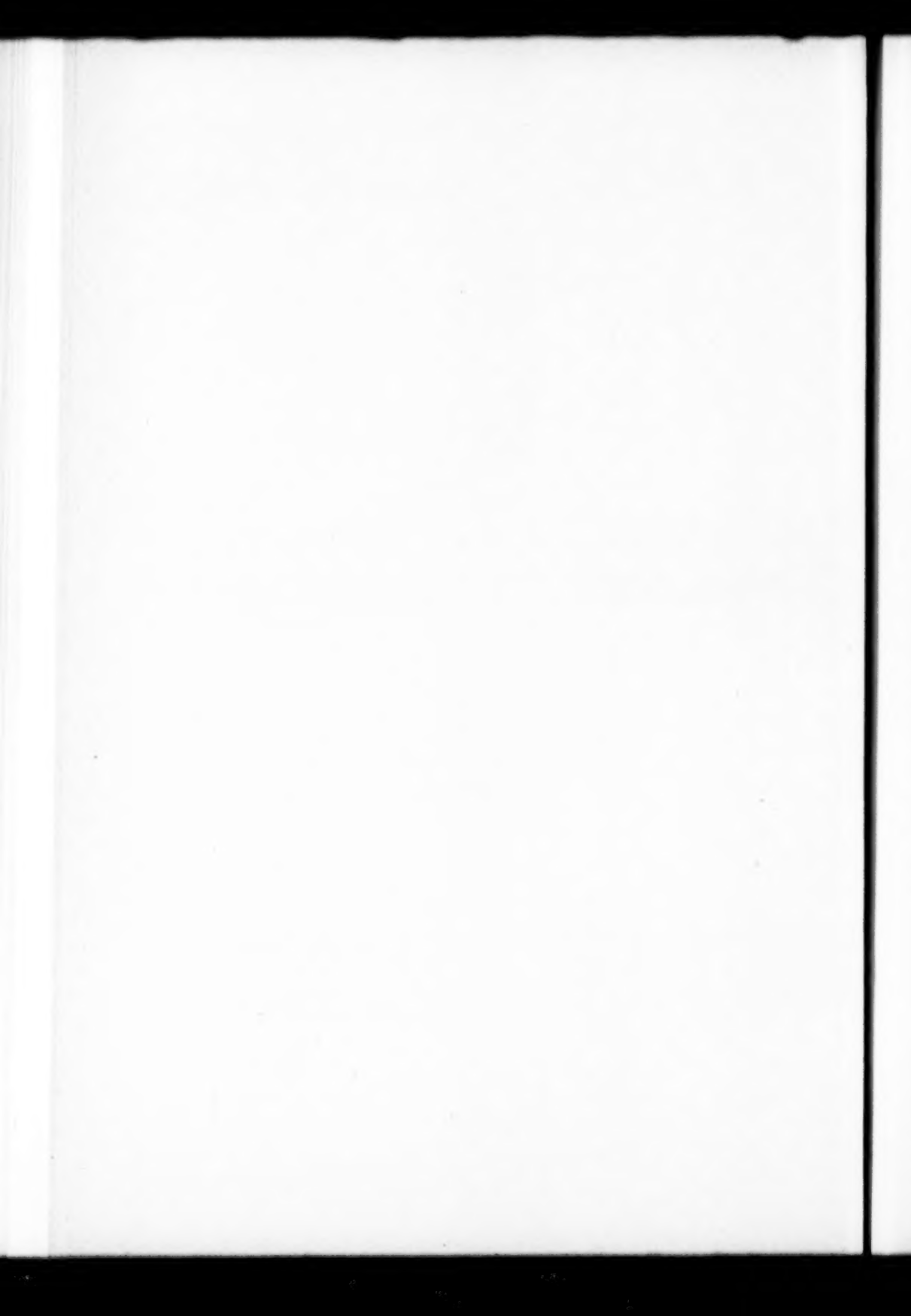
Ausgegeben am 20. November 1919.

- Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechts-
bestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch. Von Hans
Nachtsheim. Aus dem Zoologischen Institut München.
Hierzu Tafel II—V und 5 Textfiguren 17

Viertes Heft.

Ausgegeben am 28. Februar 1920.

- Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolmes (*Proteus angui-
neus*). I. Teil. Die Spermatogenese. Von H. Stieve
in Leipzig. Hierzu Tafel VI—XII und 16 Textfiguren . . . 141



Ueber die Samenkörper der Libellen.

II. Die Spermien der Agrioniden.

Von

E. Ballowitz in Münster i. W.

Hierzu Tafel I und 4 Textfiguren.

Dem ersten Teil ¹⁾ meiner Studien über den feineren Bau der Samenkörper der Libellen, welcher die Aeschniden behandelte, lasse ich jetzt den zweiten Teil, der die Agrioniden zum Gegenstande hat, folgen.

Aus dieser Libellen-Familie berücksichtigte ich vorwiegend die beiden bei uns vorkommenden schön gefärbten Arten der Gattung *Calopteryx*, nämlich *C. splendens* Harr. und *C. virgo* L., von denen mir sehr zahlreiche frisch gefangene, lebende Exemplare zur Verfügung standen. Hauptsächlich untersuchte ich die reifen Spermien aus dem Hoden der Männchen, gelegentlich auch diejenigen des *Receptaculum* der Weibchen. Alle Tiere wurden erst kurz vor der Präparation getötet.

Zum Vergleich zog ich noch mehrere Spezies der artenreichen Gattung *Agrion* heran, von denen aber nur *Agrion elegans* Linden, *A. speiosum* Sharp und *A. pulchellum* Linden bestimmt wurden.

Von *Lestes viridis* Linden gelangten nur im Herbst 1915 einige Exemplare in meine Hände.

Die Samenkörper der beiden Arten von *Calopteryx*, welche ich zunächst beschreiben will, lassen sich kaum voneinander unter-

¹⁾ E. Ballowitz, Ueber die Samenkörper der Libellen. I. Die Spermien und Spermiozeugmen der Aeschniden. Mit Taf. I und II und 8 Textfiguren. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 90, Abteilung II, 1918.
Archiv f. mikr. Anat. Bd. 93. Abt. II.

scheiden; bei *C. virgo* L. sind sie nur eine Spur größer. Ihre Struktur ist bei beiden wesentlich anders als bei den Aeschniden, welche ich im ersten Teil dieser Abhandlungen beschrieben habe ¹⁾).

Zwar sind sie, wie diejenigen der Aeschniden, auch nur klein. Ihre Länge beträgt bei *C. splendens* Harr., an dem nicht gerade gestreckten, noch mit den Einbiegungen versehenen Körper gemessen, 0,045—0,053 mm, wobei 0,01—0,013 mm auf den Kopf und 0,035—0,045 mm auf die Geißel entfallen. In Fig. 1 b der Tafel ist ein Samenkörper von *Calopteryx splendens* Harr. in dem gleichen Größenverhältnis dargestellt, wie die Abbildungen der Tafeln in meinen älteren Abhandlungen über Insektenspermien ²⁾. In Fig. 1 a der Tafel ist derselbe Körper nach der Zeißschen homogenen Immersion 1,5 mm, Apert 1,30, Kompensations-Okular Nr. 12 etwa 3 mal so groß gezeichnet. Die Fig. 8—17 und 22—25 sind in etwas kleinerem Maßstabe, als letztere, ausgeführt.

Der wesentliche Unterschied liegt darin, daß die *Calopteryx*-Spermien einen auffällig spiraligen Aufbau besitzen, während bei den Aeschniden die Geißelfasern parallel nebeneinander liegen, worauf ich in meiner vorläufigen Mitteilung ³⁾ schon hingewiesen habe. Spiralig strukturierte Samenkörper sind bei den Insekten selten. Ich fand sie bis jetzt nur bei *Panorpa* ⁴⁾ auf, allerdings von anderer Zusammensetzung als bei den Agrioniden.

Dazu kommt, daß auch die Insertionsverhältnisse der Geißel am Kopf, dort, wo die Zentriolen (Zentralkörper) zu suchen sind, bemerkenswerte Eigentümlichkeiten aufweisen, so daß die Spermien der Agrioniden ein besonderes Interesse beanspruchen können.

Kopf und Geißel, die beiden Hauptteile, aus denen sich der Samenkörper von *Calopteryx* zusammensetzt, sind spiralig gedreht. Am wenigsten fällt die spiralige Drehung an dem kleinen Kopfe

¹⁾ l. c.

²⁾ Vgl. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten. I. Coleopteren. Ztschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 50, 1890.— Derselbe, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Ztschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 60.

³⁾ E. Ballowitz, Spermiozeugmen bei Libellen. Mit 13 Textfiguren. Biologisches Zentralblatt, Bd. XXXVI, Nr. 5, 20. Mai 1916.

⁴⁾ E. Ballowitz, Ueber eigenartige, spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Arch. f. Zellforsch. Bd. XII, 1914.

auf, der nur $1\frac{3}{4}$ flache Windungen zeigt (Fig. 1—5 der Tafel). Diese sind aber nur am ganz frischen Präparat stets vorhanden. Erweicht der Kopf durch Mazeration, so wird er oft geradlinig. Auch in Trockenpräparaten erscheint der Kopf meist geradegestreckt.

Am vorderen Kopfe läßt sich ein kurzes, vergängliches, sich meist blaß färbendes Spitzenstück nachweisen (Fig. 1, 6, 7, 8, 10, 17, 23 der Tafel). Wo sich dieses an den Kopf ansetzt, ist oft ein kleines, dunkel tingibles Pünktchen sichtbar. Vor dem letzteren kann an frischen Präparaten bei stärkster Vergrößerung noch eine kleine dunkle Stelle erkennbar werden. In den Mazerationen bleibt vom Spitzenstück oft nur eine kurze, feine, borstenartige Spitze übrig, die aber auch verschwinden kann. (Fig. 14, 16, 24 und 25 der Tafel.)

Der hintere Rand des Kopfes ist scharf abgesetzt und sieht etwas dunkler aus, besonders an mit Anilinfarben z. B. Gentianaviolett und Rosanilin, gefärbten Präparaten. Löst sich der Kopf auf, so tritt am hinteren Kopfrand bisweilen ein schmaler Ring sehr deutlich hervor, wie ich das öfter in mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten sah. Fig. 29 und 30 der Tafel sind nach solchen Präparaten gezeichnet und lassen den Ring außerordentlich scharf und deutlich erkennen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß der Ring der hinteren dunkleren Begrenzung des Kopfes entspricht. Ob er zu dem Kopfe selbst gehört, oder dem letzteren ursprünglich fremd und ihm nur fest angelagert ist, läßt sich schwer entscheiden. Ich werde darauf noch zurückkommen.

An der Geißel konnte ich eine sehr eigenartige Struktur nachweisen.

Zunächst ist auch sie spiralig eingebogen und läßt gewöhnlich im frischen Zustande 4—5 Windungen erkennen (Fig. 1 der Tafel), die breiter sind als die des Kopfes; die letzte ist gewöhnlich am breitesten. Es können aber noch mehr und kleinere Windungen vorhanden sein, auch kann sich die Geißel, besonders in Deckglas-Trockenpräparaten, mehr gerade strecken. Dies hängt jedenfalls mit den Kontraktions- bzw. Erschlaffungszuständen des Organes zusammen. Ich habe die Spermien des öfteren in lebhaftester Bewegung gesehen, die mich an diejenige der Singvögelspermien¹⁾ erinnerte.

¹⁾ E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Bau der kontraktile Elemente. I. Teil. Die Spermatozoen der Vögel. Arch. f. mikroskopische Anatomie Bd. 32, 1888.

Sie äußerte sich in einer lebhaft zitternd-schlagenden Bewegung, wobei die Körper sich mit dem Kopfe voran vorwärts schraubten.



Textfig. 1.

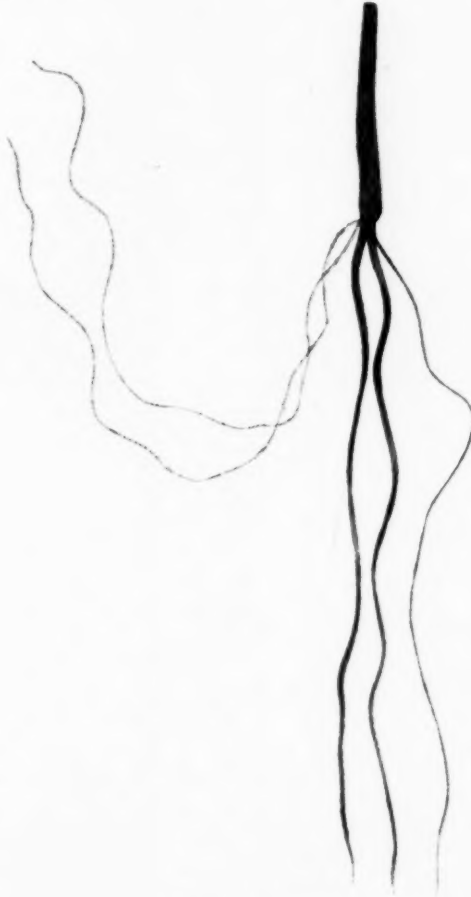


Textfig. 2.

Wenn die Bewegung sich mehr verlangsamt, sieht man ein lebhaftes Schlagen des hinteren Geißelendes.

Die Calopteryx-Spermien sind für Mazeration sehr geeignet, da sie in Kochsalzlösungen unter dem Deckglas leicht zerfallen. Bei ihrer Kleinheit und da es leicht gelingt, zahlreiche Körper in von Verunreinigungen freien Präparaten zu erhalten, werden die Zerfallbilder sehr klar und übersichtlich, vgl. Fig. 10—17 der Tafel und die Textfig. 1—4.

Zunächst löst sich von der Geißel in ganzer Ausdehnung eine Spiralfaser ab (vgl. Fig. 10 und 11 der Tafel), welche sich dunkel färbt und wesentlich dünner ist als der zurückbleibende Geißelrest, welchen letzteren ich als Stammfaser bezeichnen will. Durch genaue Einstellung ist leicht festzustellen (vgl. Fig. 10 und 11 der Tafel), daß die Faser in der Tat spiralig um die Geißel herumgeht und nicht etwa in Windungen einseitig an der Geißel herabläuft, wie es sonst allgemeiner bei Insektenspermien der Fall ist und bei Coleopteren¹⁾ von mir beschrieben wurde. Man erhält den Eindruck, daß nach Ablösung



Textfig. 3.

der Spiralfaser an der Stammfaser eine spiralförmige Furche erscheint, in welcher die Spiralfaser gelegen hat. In den Fig. 10,

¹⁾ l. c.

11 und 12 der Tafel tritt diese Spiralfurche der Stammfaser in der Zeichnung vielleicht etwas zu deutlich hervor. Auch in nicht zu stark mit Gentianaviolett gefärbten, in Canadabalsam eingeschlossenen Deckglastrockenpräparaten, welche längere Zeit gelegen haben, ist die Spiralfaser deutlich und dunkler gefärbt, wie Fig. 17 der Tafel illustriert. Der übrige Teil der Geißel wird in diesen Trockenpräparaten ganz hell, schwach tingiert, saumartig, so daß es aussieht, als ob ein heller Saum an der dunklen Spiralfaser herabliefe. Diese Trockenpräparate können daher zu Trugschlüssen Veranlassung



Textfig. 4.

geben und sind für die Beurteilung nicht maßgebend, in ihnen haben durch den Eintrocknungsprozeß die feineren Reliefverhältnisse gelitten. Hierüber können nur frische, mit Anilinfarben gut tingierte, feucht liegende Mazerationen bei stärkster Vergrößerung und genauester Einstellung sicheren Aufschluß geben. Nach solchen Präparaten sind die Fig. 10. und 11 der Tafel gezeichnet, welche die spiralförmige Umwicklung auf das bestimmteste beweisen.

Präparate, in denen nur der hintere Teil der Geißel in die beiden Fasern zerlegt ist, zeigen, daß die Spiralfaser etwas länger ist, als die Stammfaser und allein das letzte feine Ende der Geißel bildet (Fig. 11 der Tafel); ein eigentliches, scharf abgesetztes Endstück ist aber bei *Calopteryx* nicht vorhanden.

Etwas schwerer, als die Spiralfaser, oft aber auch gleichzeitig mit ihr, trennen sich noch zwei feine Fädchen von der Geißel ab, die gleichmäßig dünn, aber feiner sind und sich auch ein wenig schwächer färben, als die Spiralfaser. Fig. 13—16 der Tafel und Textfig. 1—4.

Ein oder beide Fädchen können dabei bald der Spiralfaser, bald der Stammfaser auf kleinere oder größere Strecken anhaften; Fig. 12 und 13 der Tafel und Textfig. 2. Bisweilen sieht es auch aus, als ob die Spiralfaser in 3 Fasern zerfiele, wenn die beiden Fädchen im Zusammenhang mit der ersteren geblieben sind. Vgl. Fig. 12 der Tafel und Textfig. 1. Derartige Bilder haben mich seinerzeit veranlaßt, in meiner vorläufigen Mitteilung¹⁾ zu sagen, daß die Spiralfaser in 3 Fasern zerfiele. Nach Untersuchungen, besonders an *Calopteryx virgo* L., bin ich aber zu der Ueberzeugung gekommen, daß die beiden Fibrillen mehr selbständig sind und nicht lediglich durch Zerfall der Spiralfaser entstehen. Sie erinnern mich an zwei ähnlich selbständige, isoliert zur Ablösung kommende Fibrillen, welche ich früher²⁾ an den Spermien des Wasserkäfers *Hydrophilus* beschrieben habe.

Damit nicht genug, läßt sich auch an der Stammfaser noch ein weiterer Zerfall hervorrufen. Diese bleibt nach Ablösung der Spiralfaser und der beiden Fibrillen noch ziemlich dick und wird nach hinten allmählich dünner. An ihrer Oberfläche zeigt sie eine spiralige Drehung, so daß sie mich an einen sogenannten Ziegenheiner Stock erinnert. Sie zerlegt sich nun bei weiterem Fortschreiten der Mazeration in zwei gleichdicke Teilfasern, welche allem Anschein nach spiralig umeinander gedreht sind. Die Zerspaltung erfolgt am leichtesten und öftesten an dem hinteren Ende (Fig. 12 und 13 der Tafel), kann sich aber auch auf die ganze Länge der Geißel erstrecken. Das letztere ist der Fall in den Textfig. 1—4.

Alsdann trifft man an Stelle der Geißel fünf in ganzer Ausdehnung getrennte, nur vorne, dicht hinter dem Kopfe, noch zusammenhängende Fasern an. Zwei davon sind am dicksten und gleichlang, das sind die beiden Hälften der Stammfaser, die übrigen bilden die Spiralfaser und die beiden Fibrillen, von denen die letzteren die dünnsten sind. Nicht selten stellte ich diesen Zerfall auch an völlig isolierten Geißeln, von welchen der Kopf abgefallen war, fest. Wie Fig. 15 der Tafel und Textfig. 4 vorführen, sind die Fasern alsdann nur noch ganz vorne vereinigt. Die Spiralfaser und die beiden Fibrillen erscheinen dicht hinter dem vorderen Ende der Geißel besonders fest angeheftet.

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

Nur sehr wenige Male habe ich noch einen weiteren Zerfall und zwar die Ablösung eines feinsten Fäserchens von der Spiralfaser oder einer der Fibrillen sicher wahrnehmen können, wie es in Fig. 14 der Tafel und Textfig. 1 zu sehen ist. Es wollte mir im übrigen bis jetzt nicht gelingen, trotz aller Bemühungen, noch eine weitere Zusammensetzung der Fasern zur Darstellung zu bringen. Nur an den noch relativ dicken Hälften der Stammfaser sah ich nach langer Mazerationsdauer feine, hintereinander aufgereihete Körnchen, ähnlich, wie es an manchen Teilfasern bei *Hydrophilus*¹⁾ früher von mir abgebildet worden ist.

Die Untersuchung hat also ergeben, daß die Geißel bei *Calopteryx* sich aus 5 zum Teil differenten Fasern zusammensetzt, die in eigenartiger Weise spiralig umeinander gedreht sind. Spiralige Strukturen sind bei den Insektenspermien selten und bis jetzt nur, wie oben bereits erwähnt, bei *Panorpa* von mir beobachtet und beschrieben worden²⁾.

Wie in der Einleitung erwähnt, bieten die Insertionsverhältnisse der Geißel am Kopf bei *Calopteryx* sehr bemerkenswerte Besonderheiten dar.

Schon bei Untersuchung des ganz lebensfrischen Objektes mit stärkster Immersionsvergrößerung lassen sich ohne jede Färbung an dieser Stelle Einzelheiten wahrnehmen.

Dicht hinter dem Kopf fällt alsdann ein heller glänzender punktartiger Fleck auf, der unscharf von der Nachbarschaft abgegrenzt ist. Fig. 1, 2 und 3 der Tafel. Nach vorne stößt er an den hinteren Kopfrand. Dieser erscheint als dunkler Querschatten und wird bei gewisser mittlerer Einstellung jederseits zu einem dunklen Pünktchen, wie ich vermute, dem Querschnittsbild des oben beschriebenen Ringes am hinteren Kopfrande. Auch hinten wird der helle Punkt durch einen dunklen Querschatten abgegrenzt, der aber meist nicht so deutlich ist, als der vordere, bei gewisser mittlerer Einstellung aber auch in zwei seitliche Pünktchen übergehen kann. Fig. 5, 19, 20 und 21 der Tafel.

Färbt man mit Osmiumsäuredämpfen fixierte Spermien stark mit Gentianaviolett, so tingiert sich alles gleichmäßig intensiv,

¹⁾ l. c.

²⁾ Vgl. E. Ballowitz, Ueber eigenartige, spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Arch. f. Zellforsch. Bd. XII, Heft 1, 1914.

und die Einzelheiten verschwinden. Auch in stark gefärbten Mazerationen wird die Gegend hinter dem Kopfe gleichmäßig dunkel. Läßt man aber die mit Gentianaviolett tingierten Spermien einige Tage unter dem Deckglase feucht liegen, wobei es gleichgültig ist, ob sie zuvor mit Osmiumsäuredämpfen fixiert waren oder nicht, so entfärbt sich der Kopf und wird ganz hell. Hinter dem Kopfe tritt dann eine kurze, schwach gefärbte Strecke hervor, welche sich von dem hellen Kopf und der intensiv tingierten Geißel scharf abhebt. Fig. 4 der Tafel. Die helle punktartige Stelle kann dabei noch mehr oder weniger sichtbar bleiben (Fig. 2 und 3 der Tafel) oder auch optisch verschwinden (Fig. 4 der Tafel). Von dem hellen Kopfe wird sie durch einen schwachen dunklen Querstreifen abgegrenzt, der seitlich in zwei dunkle Pünktchen übergehen kann. Auch von der dunklen Geißel setzt sich die Stelle durch einen querstreifartigen, scharfen vorderen Rand der Geißel ab. Das gleiche erkennt man, wenn sich der Kopf von der Geißel ablöst, was nicht selten ist und vor der hellen Strecke erfolgt. Die Fig. 18 und 19 der Tafel stellen die vorderen Enden isolierter Geißeln aus solchen Präparaten dar. Man erkennt an ihnen sehr deutlich eine kurze, helle, stiftartige Strecke, welche in der angegebenen Weise vorn und hinten begrenzt ist. Wenn der vordere dunkle Streifen dem oben beschriebenen Ringe entspricht, so bleibt der letztere mithin an der Geißel sitzen und stellt demnach wohl etwas Besonderes, dem Kopfe nicht Zugehöriges dar. Auch an mit Gentianaviolett tingierten Deckglas-trockenpräparaten, welche längere Zeit in Canadabalsam gelegen hatten und etwas verblaßt waren, tritt die helle, verbindungsstück-artige Strecke oft sehr deutlich hervor.

In Präparaten, welche, sei es mit oder ohne Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe, mit Gentianaviolett gefärbt waren und längere Zeit (mehrere Wochen) unter dem Deckglase feucht gelegen hatten, bot diese Stelle oft noch ein anderes Aussehen dar. Sie erschien alsdann als kugeliger oder halbkugeliger, jedenfalls gegen den Kopf hin konvex vorspringender Körper, der ein wenig heller gefärbt war als die Geißel, sich aber deutlich von dem ganz verblaßten hellen Kopfe abgrenzen ließ. Fig. 6, 7 und 9 der Tafel. Der Mitte der Konvexität saß dann ein intensiv gefärbtes, rundliches Körnchen auf, das scharf hervortrat. Bei stärkerer Verblässung konnte dieses Körnchen auch nur allein intensiv gefärbt sichtbar sein, während der konvexe Körper verblaßt war. Fig. 8 der Tafel. Sehr

instruktiv wurden auch Präparate, wie sie in Fig. 20 und 21 der Tafel dargestellt sind, und ich sie in mit Gentianaviolett gefärbten Kochsalzmazerationen einige Male erhielt. Beide Figuren zeigen an den isolierten vorderen Geißelenden, von welchen der Kopf abgefallen ist, den konvexen Körper mit dem intensiv gefärbten Körnchen auf demselben. Zu beiden Seiten ragen gleich kurzen Fortsätzen bei mittlerer Einstellung zwei Pünktchen vor, welche ich mit dem etwas gequollenen, oben erwähnten Ringe in Zusammenhang bringen möchte.

Man sieht, das Aussehen dieser Stelle ist in den Präparaten je nach der Behandlung verschieden. Damit nicht genug, kann sie sich noch in anderer Weise präsentieren, wie die Fig. 12, 24 und 25 der Tafel zeigen.

In mit Gentianaviolett gefärbten Mazerationen fand ich nämlich des öfteren, daß an dem hinteren Ende des abgelösten Kopfes ein halbkugelig, bläßer, als der Kopf, tingierter Körper fest ansaß, der frei nach hinten vorragte. Lag die Geißel, von welcher der Kopf sich abgelöst hatte, noch in der Nähe des Kopfes, so zeigte sie an ihrem vorderen Ende eine deutliche Konkavität, in welche der rundliche Körper des isolierten Kopfes hineinpaßte. Fig. 12 der Tafel. Bei näherem Hinsehen ließen viele isolierte Geißeln der Mazeration die gleiche Konkavität erkennen. Fig. 15 der Tafel. Andererseits fand ich einige Male, daß sich der ganze verbindungsstückartige Abschnitt nicht allein vom Kopfe, sondern auch von der Stammfaser der Geißel abgelöst hatte, während nur noch die dünnen Fasern damit im Zusammenhang geblieben waren. In Fig. 12 hat sich die Stammfaser von dem Kopfe abgetrennt, während die Spiralfaser an ihm noch fest sitzt und zwar neben dem erwähnten halbkugeligen, deutlich hervortretenden Körper.

An isolierten, vom Kopf befreiten Geißeln, an welchen der oben beschriebene helle Fleck noch deutlich war, inserierte die losgelöste Spiralfaser dicht hinter dem letzteren.

Alle diese Befunde weisen auf eine Selbständigkeit und besondere Struktur dieses hinter dem Kopfe gelegenen Abschnittes hin. Es dürfte daher die Annahme gerechtfertigt sein, in ihnen eine Art Verbindungsstück zu sehen, in welchem auch die Centriolen bzw. ihre Derivate zu suchen sind. Für die letztere Annahme sprechen auch Befunde, welche ich in Deckglastrockenpräparaten von wahrscheinlich noch nicht ganz ausgereiften Spermien von Calop-

teryx (und auch Agrion) erhielt und welche in den Figuren 22, 23 und 26—28 der Tafel dargestellt sind. Ich traf hier sehr häufig am Ende der Stamnfaser und im Zusammenhang mit der dunkler gefärbten Spiralfaser ein intensiv tingibles, großes Endknöpfchen, welches wohl als Centriol zu deuten ist. In den Fig. 26—28 ist der noch unreife Kopf völlig aufgelöst, so daß die Geißel von ihm isoliert ist. Man erkennt das große Endknöpfchen, welches als schmales Quersegment erscheint. Die Spiralfaser inseriert seitlich an ihm, wie auch in den Fig. 22 und 23 ersichtlich, in welchen der dunkel gefärbte Kopf noch erhalten ist.

Die Deutung der obigen Befunde ist bei der Mannigfaltigkeit der Bilder schwierig. Ich vermute, daß die am feuchten Präparat auffällige helle Stelle hinter dem Kopfe dem konvexen Körper entspricht und ein Centriol darstellt. Ein Centriol ist wahrscheinlich auch das oben beschriebene dunkle Pünktchen an der Vorderfläche des konvexen Körpers. Das Nähere können nur eingehende spermiogenetische Untersuchungen aufklären.

Dieser ganze Abschnitt hinter dem Kopfe mit den beschriebenen Einzelheiten hat Aehnlichkeit mit einem „Verbindungsstück“. Er ist kürzer als der entsprechende Abschnitt, den ich bei den Aeschniden aufgefunden und beschrieben habe. Bei den letzteren waren die obigen Einzelheiten aber nicht nachweisbar. Daß es an den Spermien der Insekten bisher nicht gelungen war, etwas dem Verbindungsstück ähnliches und Zentralkörper an den reifen Spermien aufzufinden, ist im ersten Teil dieser Abhandlungen schon betont worden. Nur G. Retzius hat (l. c.) bei verschiedenen Insekten Gebilde angetroffen, welche „als Zentralkörper aufzufassen sein dürften.“ Ich hebe nochmals hervor, daß ich die Bezeichnung „Verbindungsstück“ an den Spermien der Libellen nur auf Grund der äußeren Aehnlichkeit gewählt habe, womit aber nicht gesagt sein soll, daß dieser Abschnitt auch dem Verbindungsstück etwa der Säugerspermien entspricht, darüber können nur eingehende vergleichende spermiogenetische Studien Aufschluß geben.

G. Retzius¹⁾ ist auch der einzige Forscher, welcher die Samenkörper der Libellen mit starken Systemen genauer untersucht hat. Auf Tafel XXI des XIV. Bandes seiner „Biologischen Untersuchungen“ bildet er in den Fig. 1—5 Spermien von einer „kleinen Libellula“ ab, die aber jedenfalls irgendeiner Agrionart

¹⁾ Biol. Unters. N. F. Bd. XIV (2), 1909.

entnommen sind. Darin werden dargestellt das Spitzenstück des Kopfes und die beiden Hauptfasern der Geißel, von denen die eine sich spiralig um die andere herumlegt und auch allein das hintere Ende der Geißel bildet. Am Ansatz des Schwanzes am Kopfe fand der Autor „einen sich dunkler färbenden Ring, der sogar die Andeutung zu einem Doppelring zeigt“. Weiter in diese Strukturen einzudringen, ist Retzius nicht gelungen.

Mit den Calopteryx-Spermien haben die Samenkörper der von mir untersuchten Arten der Gattung Agrion große Ähnlichkeit, nur sind sie noch mehr spiralig gedreht. Fig. 31 zeigt ein Spermium von Agrion elegans Linden nach Fixierung mit Osmiumdämpfen. Der Kopf weist $2\frac{1}{2}$ —3 sehr deutliche spiralige Windungen auf und besitzt ein kurzes blasses Spitzenstück, an dessen Basis sich, besonders bei schwacher Färbung mit Gentianaviolett, ein dunkles Pünktchen wahrnehmen läßt. Auch die Geißel ist in mehreren Spiralwindungen gedreht, kann sich aber auch gerade strecken; letzteres tritt besonders ein, wenn sich die Spiralfaser abgelöst hat. An dem sich fein zuschärfenden Geißelende läßt sich ein deutlich abgesetztes, auch durch Färbung unterscheidbares Endstück nicht erkennen, obwohl das letzte Ende der Geißel auch hier ausschließlich von der Spiralfaser gebildet wird. Nur an noch nicht ganz reifen Samenkörpern aus dem Hoden erschien das Ende schärfer abgegrenzt.

Im übrigen ist die Struktur der Geißel die gleiche, wie bei Calopteryx: Spiralfaser, die beiden Fädchen und die Teilfasern der Stammfaser waren durch Mazeration darzustellen, wenn auch nicht so leicht und vollständig, wie bei Calopteryx.

An der Stammfaser ist nach Ablösung der Spiralfaser die spiralige Furchung deutlich zu erkennen. Fig. 32 der Tafel.

Nur an der Grenze zwischen Geißel und Kopf besteht ein Unterschied darin, daß hier die oben von mir beschriebenen Einzelheiten nicht deutlich hervortreten. Nur bei ganz blasser Färbung der frischen Samenkörper mit Gentianaviolett färbt sich dicht hinter dem Kopf ein schmaler dunkler Querstreifen. Wahrscheinlich liegen auch hier ähnliche Verhältnisse, wie bei Calopteryx vor, doch habe ich diese Gegend bei Agrion einer eingehenden Untersuchung nicht mehr unterziehen können. An den isolierten Geißeln nicht ganz reifer Spermien aus dem Hoden fällt ein intensiv färbbarer Endknopf auf.

Von den obigen abweichend gestaltet fand ich die Spermien der Gattung *Lestes*, von welchen ich *Lestes viridis* Linden untersuchte. Die Abweichung besteht hauptsächlich darin, daß die spiralige Struktur, die für *Calopteryx* und *Agrion* so charakteristisch ist, hier kaum angedeutet erscheint. Insbesondere ist der Kopf gerade und spitzt sich nach vorne etwas zu, um in einem bisweilen leicht knöpfchenartig verdickten kurzen Spitzenstück zu endigen. Auch hier ist am Grunde des Spitzenstückes ein dunkles Körnchen nachzuweisen. Die Geißel, welche 3—4 mal so lang als der Kopf ist, zerfällt leicht in zwei ungleich dicke Fasern, von denen die dünneren sich etwas dunkler mit Gentianaviolett färbt und in einigen lang ausgezogenen Windungen an der anderen Faser herabläuft. Das äußerste Ende, welches sich, besonders an noch nicht ganz reifen Spermien, endstückartig absetzt, wird von der etwas längeren dünnen Faser allein gebildet. So komplizierte Strukturen wie bei *Calopteryx* konnten an der Vereinigungsstelle der Geißel mit dem Kopf von mir nicht erkannt werden; nur erschien das vorderste Ende der Geißel, besonders an noch nicht ganz reifen Körpern, mit einer endknopfartigen Verdickung versehen. Die Geißel ließ sich noch weiter in bis 4 Fasern zerlegen. Diese Befunde stimmen mit den Angaben und Abbildungen überein, welche G. Retzius a. a. O. von der von ihm untersuchten Spezies *Lestes sponsa* veröffentlicht hat.

Tafelerklärung.

Alle Figuren der Tafel (außer Fig. 1 b), sind nach der Zeiß'schen homogenen Immersion 1,5 mm, Apochr. 1,30, Komp.-Ok. 12, zum Teil in ziemlich demselben Größenverhältnis, wie die Figuren des ersten Teiles dieser Abhandlung gezeichnet; nur die Fig. 8—17 und 22—25 sind etwas kleiner dargestellt.

Fig. 1. Ganzes Spermium von *Calopteryx splendens* Linden frisch ohne Färbung in physiologischer Kochsalzlösung.

Fig. 2—9. Spermienköpfe mit vorderem Geißelende; Fig. 2—7 von *Calopteryx splendens* Linden, Fig. 8 u. 9 von *Calopteryx virgo* L. In Fig. 2—5 und 9 ist das Spitzenstück vom Kopfe abgefallen. Fig. 2—5 physiologische Kochsalzlösung Gentianaviolett. Fig. 6—9 aus Präparaten, welche nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und nach Färbung mit Gentianaviolett längere Zeit feucht unter dem Deckglase gelegen hatten.

Fig. 10—16. Aus Kochsalzmazerationen unter dem Deckglas nach Färbung mit Gentianaviolett. Zerfallbilder der Geißel. In Fig. 10 und 11 hat sich die Spiralfaser von der Stammfaser abgelöst. In Fig. 12 ist die isolierte Stammfaser am Kopfe abgebrochen und an ihrem Ende in ihre beiden Teilfasern zerlegt; ihr vorderes Ende erscheint deutlich ausgehöhlt. Mit dem Kopfe, an dessen hinterem Ende ein halbkugelig Körper vorragt, hängt eine dünnere Faser (Spiralfaser) noch zusammen, von der sich hinten eine feine Faser abgelöst hat. In den Fig. 13, 14 und 16 sind Spiral- und Stammfaser völlig voneinander getrennt, außerdem aber noch 2 feinere Fäden abgelöst, von denen der eine in Fig. 17 in der unteren Hälfte in zwei gespalten ist. In Fig. 13 ist auch die Stammfaser in ihre beiden Teilhälften zerfallen. In Fig. 11—13 ist das Spitzenstück vom Kopfe abgelöst. In Fig. 14 und 16 ist davon nur noch ein Rest erhalten. In Fig. 15 ist die isolierte Geißel in die Stammfaser, Spiralfaser und die beiden gleichdünnen Fäden zerfallen, welche nur noch ganz vorne zusammenhängen. Fig. 10 von *Calopteryx virgo* L., Fig. 11—16 von *Calopteryx splendens* Linden.

Fig. 17. Ganzes Spermium von *Calopteryx virgo* L. aus einem mit Osmiumsäure fixierten und mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparat, welches längere Zeit gelegen hatte. Von der Geißel ist nur noch die Spiralfaser dunkler gefärbt.

Fig. 18—21. Vordere Geißelenden von *Calopteryx splendens* Linden. Fig. 18 und 19 nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und Färbung mit Gentianaviolett. Fig. 20 und 21 aus Kochsalzmazerationen nach Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 22 und 23. Spermienköpfe und vordere Geißelenden von *Calopteryx splendens* Linden, aus mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten.

Fig. 24. Der Kopf hat sich von dem vorderen Geißelende gelöst, so daß man am hinteren Ende den halbkugeligen Körper vorragen sieht; am vorderen Geißelende ist die Höhlung zur Aufnahme des halbkugeligen Körpers deutlich. *Calopteryx splendens* Linden.

Fig. 25. Isolierter Spermienkopf von *Calopteryx splendens* Linden, an dessen hinterem Ende der halbkugelige Körper sichtbar ist. Vom Spitzenstück nur noch ein Rest vorhanden. Wie Fig. 24 aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Mazervationspräparat.

Fig. 26—28. Vordere Geißelenden noch nicht ausgereifter Spermien von *Calopteryx splendens* Linden. Nur die Spiralfaser ist dunkler gefärbt und in Fig. 27 allein erhalten. Aus mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten.

Fig. 29 und 30. Zwei Spermiumköpfe mit vorderem Geißelteil von *Calopteryx splendens* Linden. Die Köpfe sind stark gequollen. An ihrem hinteren Rand erscheint ein intensiv gefärbter schmaler Ring. Aus

einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparat, welches zwei Jahre gelegen hatte.

Fig. 31. Ganzes Spermium von *Agrion elegans* Linden. Physiologische Kochsalzlösung, Gentianaviolett.

Fig. 32. Vorderes Geißelende von *Agrion elegans* Linden. Die Spiralfaser hat sich von der Stammfaser abgelöst, so daß die spiralige Umwicklung sehr deutlich ist. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett.

Z
ü

D
D
V

Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* *apatris* Korsch.

Von

Hans Nachtsheim.

Hierzu Tafel II—V und 5 Textfiguren.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	18
II. Spezieller Teil:	
1. Herkunft des Materials, Zuchtmethoden, Technik . .	23
2. Das Männchen von <i>Dinophilus apatris</i>	30
3. Das Weibchen von <i>Dinophilus apatris</i>	37
Zytologische Untersuchungen:	
4. Die Spermatogenese	41
5. Die Oogenese bis zur Differenzierung der Eier . . .	43
6. Die Differenzierung der Eier, Besamung, Reifungs- teilungen und Befruchtung	57
7. Die ersten Furchungsteilungen	68
Experimentelle Untersuchungen:	
8. Das Geschlechtsverhältnis in den Normalkulturen .	71
9. Lebensgeschichte einzelner Weibchen	79
10. Das Geschlechtsverhältnis in den Kältekulturen . .	94
11. Das Geschlechtsverhältnis in den Wärmekulturen .	99
12. Das Verhalten unbegattet gebliebener Weibchen . .	106
III. Allgemeiner Teil:	
1. Der Modus der Geschlechtsbestimmung bei <i>Dinophilus</i>	111
2. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung <i>Dino-</i> philus im Lichte der vorstehenden Untersuchungen . . .	123
IV. Schluß: Zusammenfassung der Resultate .	128
V. Literaturverzeichnis	133
VI. Tafelerklärungen	137

Einleitung.

Wie die Honigbiene von jeher das Schulbeispiel syngamer Geschlechtsbestimmung gewesen ist, so ist das klassische Beispiel progamer Geschlechtsbestimmung *Dinophilus*. Im Jahre 1882 beschrieb Korschelt einen im Seewasseraquarium des Freiburger Zoologischen Instituts aufgefundenen *Dinophilus* — da die Heimat des Tieres unbekannt war, nannte er ihn *Dinophilus apatris* —, der einen ganz auffallenden Geschlechtsdimorphismus besitzt¹⁾. Bereits die Eier, die die Weibchen erzeugen, sind geschlechtlich differenziert. Die „weiblichen“ Eier (0,111 mm in der Länge, 0,092 mm in der Dicke) sind wesentlich größer als die dotterarmen „männlichen“ Eier (0,042 mm in der Länge, 0,034 mm in der Dicke). Die Männchen, die sich aus den kleinen Eiern entwickeln, sind außerordentlich rudimentäre Wesen und haben nur eine kurze Lebensdauer. Während die Weibchen eine Länge von 1,2 mm erreichen können, wachsen die Männchen überhaupt nicht. Ihr Darmtraktus ist vollständig rückgebildet, auch die Augen fehlen ihnen. Das einzige Organ, das voll entwickelt ist, ist der Geschlechtsapparat, Hoden und Penis.

Der erste, der die Bildung der weiblichen und männlichen Eier von *Dinophilus apatris* verfolgte, war v. Malsen (1906). Die Befruchtung hat nach v. Malsen keinen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung. Schon die noch im Mutterleib befindliche Oozyte gibt sich durch ihre Größe als weiblich oder männlich zu erkennen.

¹⁾ Uebrigens gilt Korschelt nicht ganz mit Recht als der Entdecker des Geschlechtsdimorphismus bei *Dinophilus*. Dieser war — wie auch die Existenz zweier Sorten von Eiern — schon vorher Metschnikoff (1881) bekannt, der in seinen „Untersuchungen über Orthonectiden“ die „Aufmerksamkeit der künftigen Forscher“ auf *Dinophilus* und seinen ausgesprochenen sexuellen Dimorphismus gelenkt hat. Korschelt ist allerdings dieser Hinweis, wie er in seiner zusammenfassenden Darstellung (1887) ausdrücklich betont, erst nach Veröffentlichung seiner ersten Arbeit bekannt geworden. Auffällig ist, daß Metschnikoff, der nach einer bereits 15 Jahre früher (1866) getanen Äußerung in Neapel oft Gelegenheit gefunden hat, *Dinophilus* zu untersuchen, seine zumal für die damalige Zeit wichtige und interessante Entdeckung nur so nebenbei bekannt gegeben hat.

Die weiblichen und männlichen Oozyten entstehen durch Verschmelzung einer Anzahl Ovogonien, und zwar ist zur Entstehung eines weiblichen Eies wahrscheinlich eine größere Zahl von Ovogonien notwendig als zur Entstehung eines männlichen Eies. Die Zahl der Männcheneier verhielt sich in den Kulturen v. Malsens zu der Zahl der Weibcheneier wie 1 zu 2,4. Durch niedrige und hohe Temperaturen gelang es ihm, das Geschlechtsverhältnis zu verändern. In der Kälte beobachtete er eine Zunahme der relativen Zahl der weiblichen Geburten ($\sigma : \varphi = 1 : 3,5$), in der Wärme stieg umgekehrt die Zahl der männlichen Geburten ($\sigma : \varphi = 1 : 1,7$).

Ungefähr zur gleichen Zeit wie v. Malsen veröffentlichte Conklin (1906) einige Beobachtungen über die Geschlechtsdifferenzierung bei *Dinophilus*. Seine kurzen Angaben decken sich im wesentlichen mit denen v. Malsens, ergänzen sie sodann aber auch in einigen Punkten. Zell- und Kerngröße sowie Zell- und Kernstruktur aller Ovogonien sind gleich. Auch in Zahl und Größe ihrer Chromosomen (ungefähr 20) läßt sich kein Unterschied erkennen. Nach Ablauf der Ovogonienteilungen, und nachdem jede Zelle ungefähr das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe erreicht hat, beginnt die Verschmelzungsperiode. Ungefähr 25—30 Oozyten sind notwendig zur Bildung eines Weibcheneies, eine geringere Zahl liefert ein Männchenei. In jedem Ei bleibt ein Kern übrig, die andern werden aufgelöst. Die Reifungsteilungen verlaufen in Weibchen- und Männcheneiern in gleicher Weise. Alle Eier bilden zwei Richtungskörper. In der ersten Reifungsspindel zählt man 10 Chromosomen, also die haploide Zahl. Hinsichtlich ihrer Größe ist weder in den weiblichen noch in den männlichen Eiern ein Unterschied zwischen den einzelnen Elementen nachweisbar.

In ein neues Stadium trat das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* durch die Untersuchungen von Shearer (1911, 1912). Bei *Dinophilus gyrotilatus* — eine mit *Dinophilus apatris* sehr nahe verwandte, wahrscheinlich sogar mit ihm identische Spezies — werden nach Shearer die Weibchen bereits innerhalb des Kokons von den Männchen begattet, es findet also reine Inzucht statt. Die Männchen verlassen in der Regel die Kokons überhaupt nicht, sie gehen bald nach dem Ausschlüpfen der Weibchen zugrunde. Die von den jungen Weibchen bei der Begattung empfangenen Spermien liegen anfangs als dichter Ballen neben dem Ovar, das zunächst nur aus verhältnismäßig we-

nigen Ovogonien besteht. Sehr bald löst sich das Spermienpaket auf, die Samenfäden verteilen sich im ganzen Ovar und treten in nähere Beziehungen zu den Kernen der Ovogonien, d. h. jeder Ovogonienkern vereinigt sich mit einem in die Ovogonie eingedrungenen Spermakopf, jedoch findet keine Durchmischung der verschiedenen Kernsubstanzen statt, beide bewahren ihre Individualität. Jeder Kern besteht nach der „Befruchtung“ aus zwei Teilen, „each with its own nuclear wall, surrounded by one main nuclear membrane“. Alle Spermatozoen, die nicht in Verbindung mit einem Ovogonienkern treten, gehen zugrunde. Die Ovogonien vermehren sich nunmehr rapide, alle Teilungen aber sind amitotisch. Jeder Kernbestandteil, der mütterliche wie der väterliche, schnürt sich in gleicher Weise durch, so daß die Tochterzellen immer wieder die beiden Kernkomponenten erhalten. Neben der amitotischen Vermehrung erfolgen auch Verschmelzungen von Ovogonien. Hat die Ovogonie durch Aufnahme anderer Ovogonien eine gewisse Größe erreicht, so findet die letzte Ovogonienteilung statt, durch die die Zellen zu Ovozyten erster Ordnung werden. Diese Teilung unterscheidet sich sehr wesentlich von den vorhergehenden. Auch sie ist zwar amitotisch, aber es wird dieses Mal nur der mütterliche Bestandteil des Kernes durchgeschnürt, der väterliche gelangt ungeteilt in die eine Tochterzelle. Die letzte Ovogonienteilung führt also zur Bildung von zwei verschiedenwertigen Ovozyten. Während die eine Ovozyte neben der Hälfte der mütterlichen Kernsubstanzen noch das gesamte väterliche Chromatin empfängt, erhält die andere nur die Hälfte der mütterlichen Kernkomponente. Die Ovozyten mit beiden Kernsubstanzen liefern die großen Weibcheneier, die Ovozyten mit nur mütterlicher Kernsubstanz die kleinen Männcheneier. Alle Ovogonien, in denen die ungleiche Kernteilung unterbleibt, degenerieren oder werden von den Ovozyten aufgenommen und resorbiert. Die letzte Ovogonienteilung ist geschlechtsbestimmend. Zwar werden alle Ovogonien befruchtet, aber nur die Weibcheneier erhalten Derivate vom Spermatozoon, die Männcheneier sind „unbefruchtet“, sie entwickeln sich „parthenogenetisch“. Im Weibchenei bleibt der Kerndualismus auch weiterhin bestehen, erst vor den Reifungsteilungen durchmischen sich die mütterlichen und väterlichen Substanzen und ergeben einen einheitlichen Kern. In Weibchen- wie Männcheneiern fand Shearer in der Metaphase der ersten Reifungsteilung 20 Chromosomen, die diploide Zahl. Alle

Eier bilden zwei Richtungskörper, der erste teilt sich nach der Abschnürung nochmals. In den Furchungsmitosen der Weibchen- und Männcheneier zählte Shearer wieder 20 Chromosomen.

Während nach den früheren Untersuchungen die Geschlechtsbestimmung program erfolgte, hätten wird also nach Shearer Dinophilus als einen besonderen Fall syngamer Geschlechtsbestimmung zu betrachten. Befruchtung oder Nichtbefruchtung soll auch hier — wie bei der Honigbiene — über das Geschlecht entscheiden. Erhält die Oozyte bei der letzten Ovogonienteilung den Abkömmling des Spermienkopfes, so wächst sie zu einem großen Weibchenei heran, erhält sie nur mütterliche Kernsubstanzen, so wird ein kleines dotterarmes Männchenei daraus. Die Verhältnisse würden also Ähnlichkeit mit denen aufweisen, die für die Rotatorien, wenigstens einen Teil von ihnen, charakteristisch sind. Auch hier regt die Befruchtung das Ei zu stärkerem Wachstum an. Aus dem Ei, das, wenn es unbefruchtet geblieben wäre, sich zu einem Männchen entwickelt hätte, entsteht unter dem Einfluß des Spermiums ein großes Dauerei, das immer ein Weibchen liefert. Diese Ähnlichkeit wäre insofern noch sehr bemerkenswert, als Dinophilus von mancher Seite — so auch von Shearer — in nächste Verwandtschaft mit den Rotatorien gebracht wird. Auch die rudimentäre Beschaffenheit der Männchen ist ein Charakteristikum der Rotatorien sowohl wie des Dinophilus. Aber wenn auch zweifellos sehr vieles für eine nähere Verwandtschaft des Dinophilus mit den Rotatorien spricht — wir werden weiter unten auf die systematische Stellung des Dinophilus noch zu sprechen kommen —, so sind doch die Fortpflanzungserscheinungen, wenn wir die Darstellung Shearers gelten lassen, in sehr wesentlichen Punkten ganz anders als bei den Rotatorien. Es widerspricht allen bisherigen Erfahrungen über Fortpflanzung und Befruchtung, daß bereits Ovogonien befruchtet werden können, daß sie sich amitotisch vermehren, daß die letzte Ovogonienteilung atypisch ist usw. Auch die Angaben Shearers über den Reifungsprozeß der Eier sind sehr merkwürdig. Obwohl der Kern des Weibcheneies befruchtet ist, der Kern des Männcheneies nicht, sollen doch die Reifungsteilungen in beiden Eiern ganz in der gleichen Weise verlaufen, alle sollen mit der diploiden Chromosomenzahl in die Reifung eintreten, zwei Richtungskörper bilden und mit der diploiden Chromosomenzahl aus der Reifung hervorgehen. So absonderliche Angaben wie die Shearers dürfen nicht anders als

mit der größten Skepsis aufgenommen werden, und diese Skepsis steigert sich noch, wenn man seine Abbildungen betrachtet und mit der vielfach unklaren Darstellung vergleicht. Vergeblich sucht man z. B. nach Abbildungen, die als Beweis für eine amitotische Vermehrung der Ovogonien dienen können. Man wird auch nicht davon überzeugt, daß die „männlichen Vorkerne“ in den Ovogonienkernen mit dem Sperma in genetischem Zusammenhang stehen; die Abbildungen, die Shearer gibt, legen vielmehr die Vermutung nahe, daß es lediglich komplizierte Nukleolarverhältnisse sind, die Shearer zur Beschreibung „mütterlicher“ und „väterlicher“ Kernbestandteile veranlaßt haben. Man gewinnt also den Eindruck, daß Shearer seine Befunde gänzlich falsch gedeutet hat.

Daß Shearers Darstellung der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* in der Tat auf nichts anderem beruht als auf einer vollkommen falschen Deutung seiner Befunde, beweisen auch die kurzen Mitteilungen de Beauchamps (1910, 1912). Schon vor Shearer hatte dieser den Versuch gemacht, die Eier von *Dinophilus* parthenogenetisch zur Entwicklung zu bringen, was ihm auch gelang. Er tötete in den Kokons die Männcheneier ab, erhielt so lediglich Weibchen, die unbegattet blieben, und ließ diese dann Eier legen. Sie erzeugten ebenso wie die begatteten Weibchen beide Sorten von Eiern, große und kleine, und aus den großen Eiern entstanden Weibchen, aus den kleinen Männchen. Wäre der von Shearer beschriebene Modus der Geschlechtsbestimmung richtig, so könnte ein unbegattet gebliebenes *Dinophilus*-Weibchen nur kleine Eier produzieren und hätte — ebenso wie die unbegattet gebliebene Bienenkönigin — eine ausschließlich männliche Nachkommenschaft. Hier aber zeigte sich, daß die Befruchtung bei *Dinophilus* keinen Einfluß auf das Geschlecht hat. Veranlaßt durch die Veröffentlichungen Shearers hat de Beauchamp seine Experimente wiederholt und erweitert und kam zu den gleichen Resultaten. *Dinophilus* dauernd parthenogenetisch zu züchten, ist zwar nicht möglich — nur ein sehr geringer Prozentsatz der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier führt zu normalen Individuen, und bei parthenogenetischer Weiterzucht verringert sich dieser Prozentsatz von Generation zu Generation —, aber jedenfalls erzeugen die unbegatteten Weibchen immer Weibchen- und Männcheneier, und zwar in dem gleichen Verhältnis wie die begatteten. Auch de Beauchamp weist darauf hin, daß der „weibliche“ und der „männliche“ Vorkern Shearers

nur verschiedene Nukleolenformen sind, die sich in den Keimzellen der unbegattet gebliebenen Weibchen ebenso finden wie in denen der begatteten.

Durch diese Experimente und Beobachtungen de Beauchamps ist also die Unrichtigkeit der Angaben Shearers bewiesen. Trotzdem blieb manches noch unsicher und unklar. Da aber *Dinophilus* zweifellos einen von der Norm abweichenden Modus der Geschlechtsbestimmung besitzt und aus diesem Grunde besonderes Interesse beanspruchen darf, so erschien eine erneute eingehende Untersuchung der mit der Geschlechtsbestimmung zusammenhängenden Fragen sehr erwünscht. Die folgenden Untersuchungen dieser Art wurden bereits vor einer Reihe von Jahren begonnen, haben aber, wie so viele wissenschaftliche Arbeiten, durch den Krieg eine jähe und lange Unterbrechung erfahren. Als der Krieg ausbrach, waren die zytologischen Untersuchungen im großen und ganzen abgeschlossen, die experimentellen aber standen gerade auf dem Höhepunkt. Jetzt, da ich nach 4½ Jahren die Arbeit wieder aufnehmen kann, sind die Kulturen natürlich längst ausgestorben, und es fehlt vorläufig die Möglichkeit, vom Meere frisches Material in genügender Menge zu bekommen. So ist der experimentelle Teil leider nicht das geworden, was er werden sollte. Wenn ich ihn gleichwohl zusammen mit den übrigen Untersuchungen veröffentliche, so geschieht es deshalb, weil ich glaube, aus meinen bisherigen Experimenten doch schon definitive Schlüsse ziehen zu können. Hoffentlich ist die Zeit nicht mehr fern, wo ein Aufenthalt am Meere den weiteren Ausbau der experimentellen Seite gestattet.

Spezieller Teil.

1. Herkunft des Materials, Zuchtmethoden, Technik.

Die erste Materialsendung erhielt ich von der Zoologischen Station in Triest. Die Tiere wollten aber nicht recht gedeihen, die Kultur ging mehr und mehr zurück und starb schließlich aus. Glücklicherweise hatte ich aber unterdessen eine andere reiche *Dinophilus*-Quelle entdeckt: In einem großen Seewasserballon unseres Instituts, der als Reservoir für das früher in jedem Semester von der Adria bezogene Seewasser diente, fand sich eine prachtvolle *Dinophilus*-Kultur. Das Wasser wimmelte nur so von *Dinophilus*-Weibchen.

Ich verteilte den ganzen Inhalt des Ballons auf eine Reihe Einmachgläser mittlerer Größe, und alle Kulturen entwickelten sich vorzüglich. Nach kurzer Zeit säumte den Rand des Wasserspiegels in allen Gläsern ein mehrere Millimeter breiter weißer Streifen ein, bestehend aus Hunderten von Gelegen der *Dinophilus*-Weibchen — sie bevorzugten den sogenannten Randwinkel; schon v. Malsen (1906) beobachtete diese Vorliebe der Tiere, ihre Eier am äußersten Wasserrande abzusetzen¹⁾ —, und auch die Oberfläche war häufig dicht bedeckt mit Kokons. So war an Material kein Mangel. Die Fortpflanzungstätigkeit blieb allerdings nicht dauernd so rege. Ohne daß die Kulturbedingungen wechselten, gingen die Kulturen zeitweise sehr stark zurück, einige gingen ohne ersichtlichen Grund ganz ein, eine Beobachtung, die v. Malsen und Shearer gleichfalls gemacht haben. Immerhin waren bei Kriegsausbruch, mehr als ein Jahr nach Ansetzung der Kulturen, mehrere noch sehr individuenreich.

Die größte Mehrzahl der untersuchten und zu den Experimenten benutzten Tiere stammte aus diesen Kulturen. Außerdem habe ich noch in den Aquarien der Zoologischen Stationen in Triest und Rovigno *Dinophilus* gesammelt sowie in den Seewasseraquarien des Zoologischen Instituts in Freiburg. Alle Tiere erwiesen sich als einer Spezies angehörig, als *Dinophilus apatris*. Das Seewasser des Freiburger Zoologischen Instituts, in dem ich *Dinophilus* fand, stammte ebenso wie das des Münchener Instituts aus der Adria, d. h. also, alle mir zur Verfügung stehenden Tiere waren von dort. Der bei Triest vorkommende *Dinophilus* ist von Stiasny (1910) als besondere Form, als *Dinophilus apatris forma tergestina*, beschrieben worden. Von dem *Dinophilus apatris* Korschelts unterscheidet sich die Triester Form durch die Art der Bewimperung des Kopfes. Während jener am Kopf zwei geschlossene Wimperringe besitzt, einen unmittelbar vor, den zweiten nahe hinter den Augen, sind bei der Triester Form nach Stiasnys Untersuchungen die beiden

¹⁾ Da die Kulturen nur hin und wieder durchlüftet wurden, könnte man vermuten, daß Sauerstoffmangel die Weibchen an die Oberfläche des Wassers getrieben hat. Diese Vermutung ist indessen hinfällig, da die Tiere vom ersten Tage der Kultur an die Vorliebe für den Randwinkel zur Ablage ihrer Kokons zeigten. Mir ist es wahrscheinlich, daß die mechanischen Bedingungen, die im Randwinkel herrschen, die Ablage der Eier erleichtern, und daß darauf die „Vorliebe“ der Weibchen zurückzuführen ist (vgl. S. 40).

ersten Wimperringe im Gegensatz zu den sechs Wimperringen des Rumpfes diskontinuierlich; sie sind auf der Dorsalseite unterbrochen. Bei allen von mir untersuchten Tieren waren die beiden Wimperringe des Kopfes so gestaltet, wie es *Stiasny* angibt. *Stiasny* meint, entweder habe *Korschelt* die Gestaltung der Wimperringe am Kopfe der ihm vorliegenden Form nicht genau genug beobachtet, oder der Triester *Dinophilus* sei eine besondere, dem *Dinophilus apatris* sehr nahe stehende Form. *Stiasny* hat sich in Anbetracht „der sonst so sorgfältigen Beobachtungsweise *Korschelts*“, wie gesagt, für die zweite Alternative entschieden. Ohne die zweifellos vortreffliche Beobachtungsgabe *Korschelts* in Zweifel ziehen zu wollen, möchte ich in diesem Falle doch eher an einen Beobachtungsfehler glauben. Nicht nur bei *Dinophilus apatris* sind nämlich die beiden ersten Wimperringe so gestaltet, wie es *Stiasny* beschreibt, sondern auch bei den nächst verwandten Formen *Dinophilus gyrocilatus* und *Dinophilus conklini*. Mit Recht macht *Nelson* (1907) auf die Schwierigkeit aufmerksam, den Verlauf der Wimperringe und die Anordnung der Cilien genau festzustellen. Wie naheliegend die irrige Beobachtung ist, beweist am besten die Tatsache, daß auch *Dinophilus gyrocilatus* und *Dinophilus conklini* zunächst falsch abgebildet wurden. Der Entdecker des *Dinophilus gyrocilatus*, *O. Schmidt* (1857), geht auf die Gestalt der „Flimmergürtel“ nicht näher ein; auch aus seiner Abbildung ist nicht ersichtlich, wie er sie gesehen hat. *E. Meyer* aber, der im ersten Teil seiner „Studien über den Körperbau der Anneliden“ (1887) ein Organisationsbild eines Weibchens von *Dinophilus gyrocilatus* gibt, zeichnet kontinuierliche Kopfwimperringe. *Nelson* (1904, 1907), der *Dinophilus conklini* beschrieben hat, bildete ebenfalls in seiner ersten Arbeit die Kopfwimperringe falsch ab, was er in seiner zweiten Arbeit eigens bemerkt und berichtigt.

Was die Verwandtschaft des *Dinophilus apatris* mit dem von *Shearer* zu seinen Untersuchungen benutzten *Dinophilus gyrocilatus* anbetrifft, so stehen sich beide Arten jedenfalls sehr nahe, ja es sind sich eigentlich alle neueren Untersucher darin einig, daß die beiden Spezies sehr wahrscheinlich identisch sind. *Dinophilus gyrocilatus* wurde im Jahre 1857 von *O. Schmidt* im alten Hafen von Neapel entdeckt und ist seither dort von verschiedenen Forschern studiert worden. In der letzten Zeit soll er allerdings dort verschwunden sein. *Shearer* (1912) teilt mit, er habe „in den letzten 10

Jahren“ im „Porto Vecchia“ vergeblich nach ihm gesucht. Er führt das Verschwinden des *Dinophilus* auf die große Ausdehnung des Hafens und die dauernde Verunreinigung des Seewassers zurück (? — N.). Shearer sammelte sein Material bei Plymouth. Nach der systematischen Tabelle, die Nelson (1907) für die Gattung *Dinophilus* aufgestellt hat, sollen sich die beiden Arten besonders durch die Form des Kopfes unterscheiden. Während bei *Dinophilus gyrocilatus* der Kopf schmaler sein soll als das erste Rumpfsegment, soll er bei *Dinophilus apatris* breiter sein als irgend eines der Rumpfsegmente. Meiner Ansicht nach ist gar kein Unterschied vorhanden, wenn man gleich alte Tiere miteinander vergleicht. Das junge, eben ausgeschlüpfte Weibchen von *Dinophilus gyrocilatus* ist ebenso keulenförmig gestaltet (Kopf dicker als die Rumpfsegmente) wie das von *Dinophilus apatris* (vgl. die Textfigur 4 in der Arbeit Shearers mit meiner Figur 1 auf Tafel II). Wächst das Weibchen heran und wird geschlechtsreif, so nimmt der Darm an Umfang zu, durch die Eier wird der Körper ebenfalls aufgetrieben, so daß die Gestalt des Weibchens schließlich mehr spindel- als keulenförmig ist, wenigstens dann, wenn sich das Tier in Bewegung befindet und der sehr kontraktile Kopfabschnitt ausgestreckt ist; bei *Dinophilus apatris* ist das ebenso der Fall wie bei *Dinophilus gyrocilatus* (vgl. meine Figur 3 auf Tafel II mit der Textfigur 1 der Arbeit Shearers). Wenn beide Arten identisch sind, so muß die Spezies *Dinophilus gyrocilatus* heißen. Ich habe, obwohl ich von der Identität der beiden Formen überzeugt bin, doch die Bezeichnung *Dinophilus apatris* gewählt, weil sich die Frage endgültig erst durch einen direkten Vergleich der beiden Formen entscheiden läßt, der bisher nicht erfolgt ist, und weil überdies der Name *apatris* gerade im Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmungsfrage der bekanntere ist. Ob auch *Dinophilus conklini* mit den genannten synonym ist, wie Shearer vermutet, mag dahingestellt bleiben. Im übrigen werden wir noch im allgemeinen Teil auf die Systematik der Gattung *Dinophilus* zu sprechen kommen.

Die Massenkulturen wurden, wie gesagt, in mittelgroßen Einmachgläsern gehalten. Schon v. Malsen hebt die große Empfindlichkeit der Tiere gegen Licht hervor; sie suchten stets die dunkelste Stelle ihres Behälters auf. Auch ich machte diese Beobachtung und hielt die Kulturen deshalb in der Regel im Halbdunkel. Bringt man dann eine Kultur ins Helle, so sammeln sich die Tiere auf der

dem Licht abgewandten Seite, und man kann leicht die herausfangen, die man braucht. Alle acht Tage etwa wurden die Kulturen einige Stunden durchlüftet, doch geschah das nicht regelmäßig mit allen Kulturen. Notwendig war die Durchlüftung offenbar nicht. Gefüttert wurden die Tiere in derselben Weise, wie es v. Malsen tat, mit Muschelfleisch. Fußmuskulatur von Anodonta wurde in kleine Stücke zerschnitten, diese wurden mit Seewasser durchtränkt und auf die Gläser verteilt. An den faulenden Stückchen war immer ein reges Gewimmel, und der Darm der Tiere war reichlich mit Bakterienmassen gefüllt. Dinophilus liebt überhaupt faulende Substanzen, daher auch seine Vorliebe für das schmutzige Hafenwasser. Zeitweise fütterte ich die Tiere auch mit dem handelsüblichen Fischfutter, mit Piscidin, Fray Bentos oder ähnlichem. Auch dieses nahmen sie, wenn es aufgeweicht und angefault war, sehr gern.

Zu seinen Wärme- und Kälteversuchen benutzte v. Malsen 8 cm hohe rechteckige Gläser, deren Oeffnung der Größe eines Objektträgers entsprach. Wurde das bis zum Rande mit Wasser gefüllte Gefäß vermittels dicken Vaseline durch einen Objektträger fest verschlossen, so konnte das Glas auf die Seite unter das Mikroskop gelegt werden, um die an den Wänden abgelegten Eier „mit leidlicher Genauigkeit“ zu zählen. Auch ich verwandte anfangs zu meinen Temperaturversuchen ähnliche Gläser. Es stellte sich aber bald heraus, daß die Zählungen viel zu ungenau sind, um einwandfreie Resultate zu liefern. Abgesehen davon, daß Massenkulturen überhaupt wenig geeignet sind, um eventuelle Veränderungen des Geschlechtsverhältnisses infolge Temperaturwechsels zu beobachten, ist es auch bei der durch v. Malsen angegebenen Methode garnicht möglich, die Zahl der Männcheneier auch nur annähernd richtig festzustellen. „Um die männlichen sicher erkennen zu können“, sagt v. Malsen selbst, „ist es unbedingt notwendig, das Gelege nach allen Seiten hin zu drehen. Da nämlich die weiblichen Eier durch die darüber liegenden durchsichtigen, männlichen hindurchscheinen, werden letztere leicht übersehen.“ Ist es nicht möglich, die Kokons zu drehen — durch das Loslösen und Drehen der Kokons leiden sehr leicht die Eier bzw. Embryonen —, so muß man sie wenigstens mit hinreichend starker Vergrößerung durchmustern können. Aus allen diesen Gründen ging ich sehr bald dazu über, die Tiere einzeln zu züchten. Auch v. Malsen machte Versuche, ein-

zelne Weibchen in Uhrschälchen zu züchten, erzielte aber, wie er sagt, „mit solchen Einzelkulturen keine Erfolge. Die Tiere starben stets sehr bald. Aus diesem Grunde ist es mir leider auch nicht möglich, die Zahl der von einem Weibchen in einer bestimmten Zeit und in den verschiedenen Temperaturen abgelegten Eier genau anzugeben.“ Es ist mir nicht recht verständlich, daß die Versuche v. Malsens so gänzlich negativ ausgefallen sind. Der Wert seiner Experimente wird durch diesen Verzicht auf Einzelkulturen jedenfalls stark beeinträchtigt. Ich selbst habe meine experimentellen Untersuchungen größtenteils an Einzelkulturen durchgeführt und kann nicht sagen, daß sich mir besondere Schwierigkeiten in den Weg gestellt hätten. Man kann die Tiere in ganz wenig Wasser halten. Das einzige, was man verhindern muß, ist das Ueberhandnehmen von Bakterien und Pilzen. Ich habe deshalb in den Einzelkulturen das Wasser jeden dritten Tag gewechselt, wenigstens in den bei Zimmertemperatur gehaltenen Kulturen. In den Kältekulturen ist der Wasserwechsel nicht so oft notwendig. Nur die Wärmekulturen machen wirkliche Schwierigkeiten. Hier muß man das Wasser täglich wechseln, und selbst dann ist die übermäßige Vermehrung der Bakterien und Pilze oft kaum hintanzuhalten. Dazu kommt noch, daß die Tiere unter der hohen Temperatur sehr leiden und leicht absterben. Bei Zimmertemperatur und in der Kälte indessen habe ich Weibchen monatelang in Einzelkultur gezüchtet, vom Ausschlüpfen aus dem Kokon bis zur Ablage des letzten Kokons und zum schließlichen Alterstod, und habe auf diese Weise mehrere aufeinanderfolgende Generationen verfolgt. Als Kulturgefäße wurden keine Uhrschälchen genommen, sondern sogenannte Boveri-Schalen, Glasschalen mit geschliffenem Boden, unten $3\frac{1}{2}$ cm, am oberen Rande $7\frac{1}{2}$ cm im Durchmesser und 2 cm hoch. Der obere Rand war ebenfalls geschliffen, durch eine aufgeschliffene zweite Schale oder eine Glasplatte wurde die Schale bedeckt. Da die Schalen nur wenig Wasser enthielten, konnten die Kulturen unter dem Mikroskop rasch durchsucht und auch auf dem Boden abgesetzte Kokons — meist wurden sie auch in diesen Einzelkulturen im Randwinkel angebracht — mit starker Vergrößerung durchmustert werden.

Es bleibt noch übrig, einiges über die bei den zytologischen Untersuchungen angewandte Technik zu sagen. Von Fixierungsflüssigkeiten wurden probiert Sublimat-Eisessig, Gilsons Gemisch

in der Modifikation von Petrunkewitsch, Pikrinessigsäure, Bouins Gemisch sowie Flemmings Gemisch in verschiedenen Modifikationen. Die besten Resultate lieferten Sublimat-Eisessig sowie Petrunkewitschs Gemisch. Bei Fixierung mit den Flemmingschen Gemischen ließen sich die mit Dotter beladenen Weibcheneier meist schlecht schneiden; sie zeigten die Tendenz zu zerreißen und zu zerbröckeln. Am wenigsten geeignet erwies sich Pikrinessigsäure. Die gleiche Erfahrung machten Nelson und Shearer. v. Malsen hingegen gibt an, mit Pikrinessigsäure gute Resultate erzielt zu haben. Seine Abbildungen freilich sprechen nicht für eine befriedigende Fixierung seines Materials.

Die 5 μ dicken Schnitte wurden gefärbt mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Eosin. Dabei erwies es sich als zweckmäßig, statt mit Eisenaalaun mit salzsaurem 70%igem Alkohol zu differenzieren. Bei Eisenaalaun-Differenzierung blieben die Dotterschollen in den Weibcheneiern vollständig schwarz, was häufig beim Studium der Kernstrukturen sehr hinderlich war. Bei Salzsäurealkohol-Differenzierung hingegen gaben die Dotterschollen den Farbstoff sehr rasch ab, während die Kernsubstanzen sich langsamer entfärbten. Als Kontrollfärbungen und zum speziellen Studium der Nukleolenverhältnisse wurden benutzt: Safranin-Lichtgrün, Delafields Hämatoxylin-Eosin, Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin, die Zimmermannsche (Jodgrün-Fuchsin), die Obstsche (Boraxkarmin total — Methylgrün) Nukleolenfärbung sowie das sogenannte Triacidgemisch, die Ehrlich-Biondi-Heidenhainsche Farblösung. Neben der Untersuchung von Schnittpräparaten war auch das Studium von Totalpräparaten sehr erfolgreich. An mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparaten konnte die ganze Eireifung sehr gut verfolgt werden. Auch gleichzeitige Fixierung und Färbung der Tiere und Kokons mit Schneiders Essigsäurekarmin führte zu befriedigenden Resultaten. Bei der Herstellung der Totalpräparate wurde eine ebenso einfache wie zweckmäßige Methode angewandt. Ließ man ein Deckgläschen auf die an der Wasseroberfläche in großer Zahl schwimmenden Kokons fallen, so hafteten diese am Deckgläschen, und meist blieb beim Abheben auch eine größere Zahl der zwischen den Kokons umherkriechenden Weibchen daran hängen. Auf diese Weise konnte auch reiches Material zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses in den Massenkulturen gewonnen werden.

2. Das Männchen von *Dinophilus apatris*.

Die Männchen von *Dinophilus apatris* (Tafel II Fig. 1 und 2) sind, wie schon Korschelt (1882) beschrieben hat, mikroskopisch kleine, außerordentlich rudimentäre Wesen von infusorienartigem Aussehen. Während die Weibchen bis zum geschlechtsreifen Zustand ungefähr das Fünffache ihrer ursprünglichen Größe erreichen — die geschlechtsreifen Weibchen sind durchschnittlich $1\frac{1}{4}$ mm lang —, wachsen die Männchen überhaupt nicht, sie werden nicht größer, als die kleinen Eier sind, aus denen sie sich entwickeln, deren Längsdurchmesser nur etwa $\frac{1}{20}$ mm beträgt. Solange die Männchen noch von der Eihülle umschlossen sind, haben sie eine annähernd rundliche Gestalt. Wenn die Eihülle durchbrochen ist, nehmen sie eine mehr gestreckte Form an, doch bleiben sie zeit ihres Lebens sehr metabolisch. Das Hinterende ist etwas breiter als das Vorderende, in der Mitte ist eine schwache Einschnürung bemerkbar. Bauchseite und Vorderende der Männchen sind bewimpert. Die Bewimperung der Bauchseite wird gebildet durch zahlreiche kurze, gleichmäßig verteilte Zilien, die Wimpern am Vorderende haben verschiedene Größe und sind größtenteils länger und kräftiger als die der Bauchseite. Die kräftigsten Wimpern sind in der Form eines Ringes angeordnet, der wohl dem ersten Kopfwimpering des Weibchens entspricht und ebenso wie dieser diskontinuierlich ist; beide sind auf der Dorsalseite unterbrochen (Fig. 2 und 3). Ist schon die genaue Feststellung der Anordnung der Wimpern beim Weibchen schwierig, so erst recht bei dem viel kleineren, glashellen Männchen. Bisher ist der Wimperring des Männchens immer als einfacher, vollständig geschlossener Ring beschrieben worden. Er ist indessen, wie gesagt, auch hier unterbrochen. Beim Weibchen liegen die Enden des „Ringes“ auf der Dorsalseite zwischen den Augen, beim Männchen, das keine Augen besitzt, hat der Wimperring die Form einer in der ersten Windung abgebrochenen Spirale. Ähnlich wie beim Weibchen steht auch beim Männchen vor dem ersten Wimperring noch eine Anzahl teils kleiner, teils längerer Wimpern, doch fehlen die für das Weibchen charakteristischen Tasthaare. Die Zahl der Wimpern am Vorderende des Männchens variiert übrigens augenscheinlich, denn bisweilen erscheint die ganze Partie vor dem Wimperring mit Cilien besetzt; die gleiche Beobachtung machte Shearer.

Die innere Anatomie des *Dinophilus*-Männchens ist sehr einfach.

Der Darmkanal fehlt vollständig, ebenso fehlen die Augen und sonstigen Sinnesorgane. Auch Exkretionsorgane sind nicht bekannt. Das Männchen ist eigentlich nichts weiter als ein muskulöser Sack mit Geschlechtsapparat. Der Bau des Geschlechtsapparates ist bei der Kleinheit und Durchsichtigkeit des Tierchens nicht leicht zu ermitteln. Beim lebenden Tier sieht man in der Mitte eine große, glashelle Blase, die den Hoden darstellt, richtiger die Hoden, denn wenn man das Tier etwas preßt, erkennt man zwei ovale oder bohnenförmige Gebilde, die den größten Teil des Leibes einnehmen, oben zusammenstoßen und mit Spermien dicht gefüllt sind. Bisher ist der Hoden meist als unpaares Organ beschrieben worden, zuerst von *Metschnikoff* (1881), der „im Innern nur ein einziges stark auffallendes Organ, einen geräumigen Hodensack“ gesehen hat. *Korschelt* (1882) hat den Hoden nicht erkannt; das, was er als „helle Bläschen (Mutterzellen der Spermatozoen?)“ bezeichnet, hat, wie wir gleich sehen werden, mit dem Hoden nichts zu tun. Ueberdies enthält der Hoden des voll entwickelten Männchens nur fertige Spermatozoen, keine Spermatozyten oder gar Spermatogonien. *Repiachoff* (1886) machte die gleiche Beobachtung wie *Metschnikoff* und bildet den Hoden auch als einheitliches, rundliches Organ ab. Am genauesten hat *Prowazek* (1900) die Anatomie des Männchens studiert, aber auch er beschreibt den Hoden als unpaares Gebilde und gibt eine entsprechende Abbildung. *Nelson* (1907), der überhaupt nur ein einziges männliches Individuum beobachtete, lehnt sich in seiner Beschreibung und Abbildung ganz an *Korschelt* an. *Shearer* (1912) ist der erste, der die männliche Keimdrüse als paariges Organ erkannt hat. Allerdings sind die von ihm als Hoden dargestellten Teile, wenn ich sie mit meinen Beobachtungen vergleiche, in seinen Abbildungen viel zu klein gezeichnet. Wie umfangreich die Hoden sind, ist am besten aus Schnitten durch Männchen oder männliche Embryonen ersichtlich (Fig. 6—11 Tafel III). Sie füllen den größten Teil des Körperinnern aus. Eine scharfe Trennung der beiden Hoden ist an den Schnitten nicht feststellbar. Offenbar ist die Wand der Hodensäcke außerordentlich fein und dünn. Auch beim lebenden Tier schmiegen sich die beiden Hoden dicht aneinander, und nur nach schwachem Druck tritt jeder als scharf umgrenztes Gebilde deutlich hervor. So ist es verständlich, daß sie meist als unpaar beobachtet wurden.

Deutlicher als die Keimdrüse läßt sich der Penis erkennen

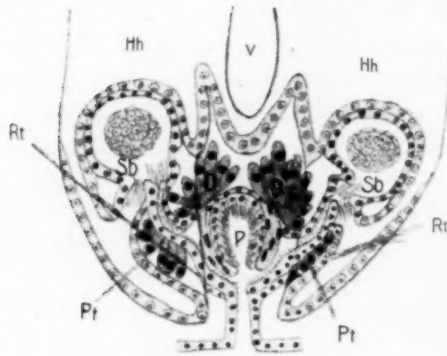
(Fig. 2). Er ist ein konischer, muskulöser Körper, der in einer Tasche am Hinterende liegt, einer Einstülpung der Körperwand. Durch einen feinen Kanal, durch den der Penis vorgeschoben zu werden vermag, öffnet sich die Tasche nach außen. Betrachtet man den Penis des lebenden Tieres bei stärkster Vergrößerung, so hat man den Eindruck, als sei er kanelliert oder gerillt. Schon Repiachoff hat diese Struktur bemerkt und dargestellt, auch die späteren Untersucher beobachteten sie. Wie zuerst Prowazek fand, handelt es sich indessen nicht um eine Oberflächenstruktur, sondern die scheinbare Kanellierung ist zurückzuführen auf stäbchenförmige Einlagerungen im Penis. Auf Schnitten (Fig. 8—10) lassen sich diese Elemente, die wahrscheinlich von fester Konsistenz sind und zur Versteifung des Penis dienen, am besten nachweisen. Was die Verbindung des Penis mit dem Hoden anbetrifft, so ist diese außerordentlich schwer nachzuweisen. Nach Korschelt ist der Penis in seiner Längsachse von einem Kanal durchbohrt, der sich nach dem Leibesraum zu erweitert, wie er aber weiter verläuft, konnte Korschelt nicht mit Bestimmtheit erkennen. Daß der Penis hohl ist, sah ich ebenfalls — am lebenden Tier besser als am konservierten und auf Schnitten —, aber ich suchte vergeblich nach der Verlängerung des Kanales nach dem Leibesraum, die ja irgendwie von den Hoden her zu dem Begattungsglied führen müßte. Eine Leibeshöhle, in die die Samenfäden hineinfallen könnten, ist nicht vorhanden. Nach meiner Ansicht ist der Penis an seiner Basis nicht von einem Kanal durchbrochen. Ich glaube indessen bemerkt zu haben (Fig. 2), daß von den Hoden her feine Kanäle in die Tasche oder Penisscheide führen. Die Verhältnisse sind aber, wie nochmals betont sei, bei der Kleinheit des Objektes und der Zartheit der Gewebe so außerordentlich schwer mit Sicherheit zu beobachten, daß möglicherweise auch eine Täuschung vorliegt. Neben dem Penis glaubt Prowazek zwei Anhangsdrüsen erkannt zu haben. Auch ich sah hin und wieder an der gleichen Stelle Gebilde, die ich als Drüsen ansprechen möchte. Weiterhin beschreibt Prowazek „eine eigenartige zahnartige Bildung“ am Vorderende des Männchens, die er für einen Haftapparat hält. Dieser soll bei der Begattung eine Rolle spielen. Ich konnte nichts Derartiges erkennen. Auch bei Zusatz von Neutralrot, durch das die terminalen Haftbildungen gefärbt werden sollen, vermochte ich sie nicht wahrzunehmen. Ich wüßte auch nicht, wie ein solcher Haftapparat bei der Begattung, die ich weiter unten beschreiben

werde, funktionieren sollte. Hingegen entdeckte ich einen anderen Haftapparat, vermittle dessen sich das Männchen bei der Begattung am Weibchen festhält. Ich bemerkte ihn erst, als ich die Begattung beobachtete (Fig. 1), konnte ihn dann aber auch bei anderen, nicht kopulierenden Männchen feststellen. Er besteht aus zwei flachen Sauggruben am verbreiterten Hinterende rechts und links vom Penis (Fig. 1 und 2). Beim nicht kopulierenden Tier sieht man sie nur bei günstiger Lage des Männchens, zudem treten sie nicht so deutlich hervor, wie wenn sie bei der Begattung durch Muskelkontraktionen vertieft werden.

Es bleibt schließlich noch ein Gebilde zu besprechen, das im Vorderteile liegt (Fig. 1 und 2), und dessen Bedeutung nicht ganz klar ist. Es hat in der Regel ungefähr die Form eines gleichseitigen Dreiecks, dessen eine Spitze nach hinten gerichtet ist, jedoch kann es auch fast rund sein, wie es K o r s c h e l t zeichnet, oder es kann sogar in zwei Portionen getrennt sein, wie es P r o w a z e k abgebildet hat. Das Gebilde setzt sich zusammen aus zahlreichen stark lichtbrechenden Körnchen, die sich mit Neutralrot nicht färben. In mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten (Fig. 8—10) haben sie ein sehr charakteristisches Aussehen: sie stellen unregelmäßig gestaltete, scharf konturierte Körnchen mit hellem Inneren dar. K o r s c h e l t hat das Gebilde als „helle Bläschen“ beschrieben und brachte diese, wie bereits erwähnt, fälschlicherweise mit den Spermatozoen in Verbindung. S h e a r e r spricht von einer „körnigen Dottermasse“, die sich im Innern des Männchens findet, und welche ihm während seiner kurzen Lebensdauer zur Nahrung dienen soll. Es scheint, daß er damit diese Konkretionen meint. Daß sie Reservestoffe darstellen, halte auch ich für sehr wahrscheinlich, eine Annahme, für die mir vor allem auch die Ähnlichkeit der Körnchen mit ebenfalls stark lichtbrechenden Konkretionen in den Magen- und Darmzellen der Weibchen zu sprechen scheint. So ist vielleicht das Gebilde als das letzte Ueberbleibsel des Darmtrakts zu betrachten.

Es ist von Interesse, den Geschlechtsapparat des Männchens von *Dinophilus apatris* mit dem einer *Dinophilus*-Spezies zu vergleichen, bei welcher das Männchen nicht rudimentär ist. Die Gattung *Dinophilus* besteht nämlich aus zwei Gruppen, von denen nur für die eine der Geschlechtsdimorphismus charakteristisch ist, während in der anderen Gruppe Weibchen und Männchen sich in der

Größe nicht unterscheiden. Zu dieser Gruppe gehört z. B. der im Weißen Meer vorkommende *Dinophilus*, dessen Bau und Entwicklung Schimkewitsch (1895) untersucht hat. Ich gebe in Textfigur 1 eine schematische Abbildung des männlichen Geschlechtsapparates dieser Form nach Schimkewitsch wieder. Von den Hoden, die zwei lange, unter dem Darmkanal verlaufende Schläuche darstellen, ist nur der hintere Teil der Hodenhöhle (Hh) mit dem unpaaren Verbindungsstück (V) eingezeichnet. Mit dem Penis (P) haben



Textfigur 1.

Schema der männlichen Geschlechtsorgane des *Dinophilus* vom Weißen Meere. Hh Hodenhöhle, V unpaares Verbindungsstück der Hoden, Sb Samenblasen, D Drüsen der Penisscheide, P Penis, Pt Protractores und Rt Retractores der Penisscheide. (Nach Schimkewitsch).

die Hoden keine direkte Verbindung. Das Sperma gelangt von den Hoden in die Samenblasen (Sb), die, wie Harmer (1889) als erster bei *Dinophilus taeniatus*, einer ebenfalls nicht dimorphen Art, erkannt hat, die Segmentalorgane des fünften Segments darstellen. Von den Samenblasen führen Kanäle in die Penisscheide, und von hier gelangt das Sperma in den hohlen Penis (P) hinein, der ausgestülpt werden kann.

Seitlich sitzen an der Penisscheide zwei Gruppen von Drüsen (D). Paarige Muskelstränge, Protractores (Pt) und Retractores (Rt), die von der Körperwand entspringen, dienen zur Bewegung der Penisscheide.

Nehmen wir an, daß das Männchen von *Dinophilus apatris* von einer Form mit ähnlich gebautem Geschlechtsapparat abstammt, so ist auch dieses Organsystem des *apatris*-Männchens als weitgehend rückgebildet zu betrachten. Mit der Größe des Gesamtindividuums mußten auch die Hoden reduziert werden, wenn auch ihre Reduktion nicht im gleichen Verhältnis wie die Körperreduktion erfolgte; beim *apatris*-Männchen füllen sie das Tier ja fast vollständig aus. Die Samenblasen sind ebenso wie die übrigen Segmentalorgane verschwunden. Als ihre Reste möchte ich die Ausführungsgänge ansehen, die beim *apatris*-Männchen das Sperma direkt von den Hoden in die

Penisscheide leiten. Der Bau des Penis des apatris-Männchens scheint ganz ähnlich zu sein wie bei der von Schimkewitsch beschriebenen Form. Die äußere Schicht des Penis ist bei der Form aus dem Weißen Meere aus langen, der Längsachse des Penis parallel verlaufenden Zellen zusammengesetzt, die „stäbchenförmige Ablagerungen“ enthalten, dieselben Bildungen, die wir auch beim apatris-Männchen gefunden haben. Die innere Wand des Penis ist mit drüsigem Epithel ausgekleidet. Ob dies auch beim apatris-Männchen der Fall ist, vermag ich nicht zu sagen, halte es aber sehr wohl für möglich. Die Kleinheit des Objektes, das von vielen Infusorien an Größe weit übertroffen wird, gestattet eben nicht eine so detaillierte Untersuchung der Verhältnisse wie bei der Form aus dem Weißen Meere. Die Herausbeförderung der Spermien bei der Begattung kann bei beiden Formen in ähnlicher Weise erfolgen. Durch die Kontraktion der Muskulatur der Samenblasen bzw. der Leibesmuskulatur wird das Sperma aus den Samenblasen bzw. aus den Hoden in die Ausführungsgänge getrieben, gelangt in die Penisscheide, füllt den hohlen Penis und wird dann vermittels dieses in das Weibchen befördert. Wäre die Verbindung der Hoden mit dem Penis bei *Dinophilus apatris* so, wie Korschelt vermutet, so müßte der Vorgang hier in ganz anderer Weise vor sich gehen als bei der Spezies *Schimkewitsch*s. Die Drüsen der Penisscheide scheinen bei *Dinophilus apatris* ebenfalls vorhanden zu sein, wenn auch in stark rückgebildetem Zustande. Ebenso sind wahrscheinlich die Penisscheidenmuskeln vorhanden. So läßt der Bau des Geschlechtsapparates des rudimentären *Dinophilus*-Männchens immerhin noch manche Anklänge an seine ursprüngliche Gestalt erkennen.

Ueber die Lebensweise des Männchens von *Dinophilus apatris* ist nicht viel zu sagen, da seine Lebenszeit ja nur von ganz kurzer Dauer ist. Die längste Zeit, die Korschelt ein Männchen am Leben erhielt, betrug 10 Tage. In meinen Einzelkulturen bei Zimmertemperatur lebten die Männchen ungefähr 8—10 Tage, doch fand ich zwei Männchen noch am 20. Tage nach dem Ausschlüpfen der Weibchen lebend im Kokon, am 21. waren sie abgestorben. Niedere Temperaturen verlängern die Lebensdauer der Männchen ebenso wie die der Weibchen. Nach Shearer verläßt das Männchen gewöhnlich den Kokon überhaupt nicht, die Begattung erfolgt kurz vor dem Ausschlüpfen der Weibchen innerhalb des Kokons. Das ist in der Tat der Fall. Das Weibchen wird durch den Bruder begattet,

der sich mit ihm im gleichen Kokon entwickelt hat, Inzucht ist die Regel.

Den Vorgang der Begattung zeigt Fig. 1 auf Tafel II. Sind Weibchen und Männchen im Kokon voll entwickelt, so sieht man sie sich vermittels ihrer Bewimperung in ihren Eihüllen lebhaft bewegen. Sie rotieren dauernd um sich selbst, das U-förmig in der Eihülle liegende Weibchen sucht sich zu strecken, auch das zunächst rundliche Männchen dehnt seine Eihülle, und so werden schließlich von beiden die Eihüllen gesprengt, und beide können sich in dem Kokon frei bewegen. Auf Fig. 1 sind die zerrissenen Eihüllen noch innerhalb des Kokons sichtbar. Während das Weibchen gleich weitere Versuche macht, auch die Gallerte zu zerreißen und vollständig frei zu werden, macht sich das Männchen an das Weibchen heran, setzt sich ihm in der Gegend des vorletzten Segmentes seitlich an, indem es sich mit den Haftgruben festhält, und nimmt die Begattung vor. Man sieht, wie es unter heftigen Kontraktionen des ganzen Körpers seinen Penis durch die Körperwand des Weibchens hindurchstößt — wobei wahrscheinlich die stäbchenförmigen Einlagerungen im Penis die Hauptaufgabe haben —, um dann die Samenfäden in die Leibeshöhle des Weibchens übertreten zu lassen. Durch die lebhaften Bewegungen des Weibchens zerreißt die gallertige Hülle, und das Weibchen verläßt den Kokon. Ist die Begattung, die etwa eine Minute in Anspruch nimmt, noch nicht beendet, so wird das anhaftende Männchen mit aus dem Kokon herausgetragen, löst sich dann aber sehr bald von dem Weibchen. In dem in Fig. 1 abgebildeten Falle schlüpfte das Männchen nach der Begattung wieder in den Kokon und wurde in diesem 9 Tage lang lebend beobachtet. Das Zurückschwimmen in den Kokon war wohl eine zufällige Erscheinung; allerdings beobachtete Shearer einen ähnlichen Fall. Meist bleiben die Männchen im Kokon, bisweilen findet man sie unmittelbar neben dem Kokon oder doch in seiner nächsten Nähe liegend. Immer aber sind die Lebensäußerungen der Männchen, sobald sie die Begattung hinter sich haben, sehr gering. Sie bewegen sich kaum noch von der Stelle, und nur an den gelegentlichen Kontraktionen und den Bewegungen ihrer Wimpern erkennt man, daß sie noch leben. Ob ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann, habe ich nicht beobachtet, doch muß dies wohl der Fall sein, da die Weibchen in der Ueberzahl vorhanden sind.

Auch bei *Dinophilus taeniatus* durchbohrt nach der Beobach-

tung *Harmers* (1889) bei der Begattung das Männchen mit seinem Penis die Haut des Weibchens. *Schimkewitsch*, der selbst die Begattung nicht beobachtet hat, bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe und glaubt, daß die eigentliche Begattung mittels der Geschlechtsöffnung geschieht. Nun ist es allerdings bei *Dinophilus taeniatus*, bei dem das Ovar einen wesentlich komplizierteren Bau aufweist als bei *Dinophilus apatris*, nicht ohne weiteres verständlich, wie das Sperma an Ort und Stelle gelangt. Für *Dinophilus apatris* glaube ich mit Bestimmtheit sagen zu können, daß die Begattung *nicht* unter Benutzung der Geschlechtsöffnung vor sich geht, wenigstens nicht vor sich gehen muß. Eine ähnliche Art der Begattung ist ja auch bei vielen Rotatorien üblich. Auch hier wurde wiederholt bestritten, daß die Begattung durch die Körperwand von Erfolg sei, doch kann heute kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß dieser Begattungsmodus bei vielen Gattungen der normale ist ¹⁾.

3. Das Weibchen von *Dinophilus apatris*.

Ueber den Bau des Weibchens von *Dinophilus apatris* (Tafel II Fig. 3) begnüge ich mich mit einigen kurzen, speziell auf den Geschlechtsapparat bezüglichen Bemerkungen, da einmal die Weibchen durch *Korschelt* (1882) und die späteren Beobachter eingehend beschrieben worden sind, und zudem ich selbst genaue Untersuchungen nicht vorgenommen habe. Einiges über die Form des eben ausgeschlüpfen und des geschlechtsreifen Weibchens sowie über die Gestaltung der Kopfwimperringe habe ich bereits weiter oben gesagt. Die Unterschiede, die hier zwischen *Dinophilus apatris* und *Dinophilus gyrocilatus* bestehen sollen, existieren meiner Ansicht nach nicht. Ein weiterer Unterschied soll der sein, daß *Dinophilus gyrocilatus* einen Analwimpering besitzt, *Dinophilus apatris* nicht (*Nelson* 1907). Auch bei *Dinophilus gyrocilatus* ist indessen nach *Shearer* (1912) dieser Wimperring „much reduced“, und ebenso sagt *Nelson* (1907) von *Dinophilus*

¹⁾ Die rudimentären Männchen der Rotatorien weisen auch in ihrer Organisation manche Ähnlichkeit mit den *Dinophilus*-Männchen auf. Man vergleiche z. B. die Beschreibung des Männchens von *Lacinularia socialis* von *Hamburger* (1907) mit unserer Darstellung des *Dinophilus*-Männchens. Weiteres über die verwandtschaftlichen Beziehungen des *Dinophilus* zu den Rotatorien im allgemeinen Teil.

conklini, daß der Wimperring kaum diesen Namen verdient. Soweit meine Beobachtungen reichen, kann von einem Fehlen des Analwimperringes (des neunten Wimperringes) bei *Dinophilus apatris* nicht die Rede sein, doch ist er hier wie dort rückgebildet. Korschelt spricht zwar nur von acht Wimperringen, zeichnet aber auch am Schwanzanhang eine Anzahl Wimpern ein. Die Zahl der Wimpern scheint zu variieren. Schließlich sollen *Dinophilus gyro-ciliatus* und *conklini* vorne am Kopf außer einer Anzahl kurzer Wimpern zwei lange Sinneshaare (Tasthaare) besitzen, *Dinophilus apatris* vier. Meine Individuen wiesen allerdings, soviel ich sah, vier Tasthaare (zwei Paare) auf (Fig. 1, 3 und 4), aber es wäre doch noch eine genauere Untersuchung notwendig, um festzustellen, ob nicht auch dieses Merkmal der Variation unterworfen ist.

Beim eben ausgeschlüpften Weibchen, dessen Länge etwa $\frac{1}{4}$ mm beträgt, ist im Leben vom Ovar kaum etwas zu sehen. Erst wenn das Weibchen heranwächst und auch die Eizellen größer werden, werden diese sichtbar. Das Ovar, das unpaarig ist — bei den nicht dimorphen *Dinophilus*-Arten ist es paarig —, liegt in der Nische zwischen Magen und Enddarm auf der ventralen Seite. Je nach der Temperatur vergehen 10—20 Tage vom Tage des Ausschlüpfens bis zur Absetzung des ersten Kokons. In dieser Zeit wächst das Weibchen auf etwa 1 mm heran. Auch nach der Ablage des ersten Kokons wächst es noch und erreicht ungefähr $1\frac{1}{4}$ mm Länge, bisweilen noch mehr. Weibchen, die zur Ablage reife Eier enthalten, sind schon makroskopisch kenntlich. Die großen, dotterreichen, in der Aufsicht weiblichen Weibcheneier nehmen einen großen Raum im Tier ein und drängen Magen und Darm ganz zur Seite. Die Eier in dem in Fig. 3 abgebildeten Weibchen haben ihre endgültige Größe noch nicht erreicht. Immer entwickeln sich neben den großen Eiern auch kleine Männcheneier. Sie füllen die Zwischenräume zwischen den Weibcheneiern aus, oft werden sie in die Weibcheneier geradezu hineingepreßt. In der Regel enthalten die Kokons nur wenige Eier, 2—3 Weibcheneier und 1—2 Männcheneier. Kokons mit 5 Weibchen- und 4 Männcheneiern, wie der in Fig. 5 abgebildete, sind selten; genaue Angaben über das Verhältnis der Männcheneier zu den Weibcheneiern werden im experimentellen Teil gegeben. Reifen zahlreiche Weibcheneier zu gleicher Zeit — die höchste beobachtete Zahl waren außer 8 Männcheneiern 15 Weibcheneier in einem Kokon! —, so erscheint das Weibchen gänzlich deformiert; der Körper ist stark

aufgetrieben, die Eier beschweren das Tier so, daß es sich kaum zu bewegen vermag.

Den Vorgang der Eiablage illustriert Fig. 4. Das Weibchen hat 2 Weibcheneier und 1 Männchenei abgesetzt und ist gerade im Begriffe, den Kokon um die Eier abzuschneiden. Das Hinterende des Tieres sieht man von der rechten Seite, im übrigen liegt das Tier in Rückenansicht. Die Absicht des Weibchens, Eier abzusetzen, erkennt man an seinem Verhalten. Es schwimmt nicht wie gewöhnlich im Wasser lebhaft umher, sondern verharrt an einer Stelle, dauernd laufen peristaltische Wellen über das ganze Tier hin, durch die die Eier, die in ihrer Form sehr veränderlich sind, langsam nach hinten gepreßt werden, bis sie schließlich aus der an der Ventralseite liegenden Geschlechtsöffnung herauskommen. Da die Geschlechtsöffnung sehr eng ist und sich nicht bis auf den Durchmesser der Weibcheneier zu erweitern vermag, müssen diese, wie Korschelt sagt, „in einem ganz dünnen Strahl“ austreten, und selbst die in der Mitte der Eier liegenden, als heller Fleck sichtbaren Keimbläschen oder richtiger ersten Reifungsspindeln — denn zur Zeit der Ablage der Eier sind, wie wir nachher sehen werden, immer die Keimbläschen schon aufgelöst und die Spindeln bereits gebildet — werden deformiert. Sobald die Eier ausgetreten sind, nehmen sie eine ovale Form an, die weiblichen wenigstens; die männlichen besitzen annähernd Kugelform. Die genaue Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung ist nicht leicht zu ermitteln. Schon Korschelt hebt die Schwierigkeit hervor, sie überhaupt nachzuweisen. „Die Geschlechtsöffnung schließt sich unmittelbar,“ so sagt er, „nachdem die Eier abgelegt worden sind, und weder am lebenden Tier noch am Präparat konnte ich eine Spur von ihr entdecken.“ Auch ich suchte lange Zeit am lebenden Tier wie an Präparaten vergeblich nach der Geschlechtsöffnung, bis ich schließlich ebenfalls die Eiablage beobachten konnte. Nach meiner Beobachtung liegt sie etwas weiter vorne, als Korschelt sie einzeichnet. Sie liegt, soviel ich sehen konnte, vor dem Analwimperring, d. h. zwischen dem 8. und dem 9. Wimperring auf der Ventralseite des letzten Segmentes.

Nach Schimkewitsch sind bei dem *Dinophilus* aus dem Weißen Meere die Eileiter paarig und münden rechts und links vom After in seiner nächsten Nähe. Er vermutet, daß auch bei *Dinophilus apatris* zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden sind, und daß der von Korschelt beobachtete Austritt der Eier aus einer

unpaaren Oeffnung an der Bauchseite vor dem After eine künstliche Erscheinung war, vielleicht zurückzuführen auf einen Druck, der auf das Tier ausgeübt wurde, so daß ein Riß entstand. Die genaue Beschreibung des Vorganges, die Korschelt gibt, schließt indessen meines Erachtens eine solche Annahme von vornherein aus. Es ist aber auch sehr wohl möglich, daß Schimkewitsch's Form eine paarige Geschlechtsöffnung hat, während sie bei unserer Form in der Tat unpaar ist; in der Gruppe der monomorphen Dinophilus-Arten ist auch das Ovar — von einer Ausnahme, Dinophilus gigas, abgesehen — paarig und viel komplizierter gebaut als in der Gruppe der dimorphen Arten.

Ueber die Entstehung des Kokons gibt Shearer folgende Beschreibung. Das zur Ablage der Eier bereite Weibchen zieht sich zu einer runden Masse zusammen und scheidet aus den großen Schleimzellen der „Cuticula“, die in besonders großer Zahl in der Gegend der Wimperringe liegen, Schleim in Menge aus, so daß es von einer dicken Schleimschicht vollständig eingehüllt wird. Hierauf läßt das Weibchen die Eier austreten und kriecht aus dem Schleim, der erhärtet, heraus, die Eier darin zurücklassend. Nach meinen Beobachtungen geht die Bildung des Kokons etwas anders vor sich. Das Material für den Kokon wird allerdings von den zahlreich vorhandenen Schleimdrüsen der Haut geliefert. Die Angabe Korschelt's, daß die gallertige Masse schon vor der Ablage der Eier vorhanden sei, beruht auf einem Irrtum. Sowie die Eier austreten, sieht man, wie von den Schleimdrüsen an den Wimperringen her das Sekret die Eier umfließt und, offenbar infolge der Berührung mit dem Wasser, alsbald erhärtet. Der Kokon erhält dadurch seine endgültige Form, und das Weibchen kriecht davon. Sobald die Eier abgesetzt sind, hebt sich um jedes Ei, wahrscheinlich auch als eine Folge der Berührung mit dem Wasser (Osmose), eine Membran ab (Fig. 5), die Dotterhaut. Die Richtungskörper liegen später in dem Raum zwischen dieser Membran und dem Ei (Fig. 5).

Die Vorliebe der Weibchen, ihre Kokons im Randwinkel abzusetzen, wurde bereits betont. Diese Vorliebe hat, wie mir scheint, mechanische Ursachen. Die Beobachtung lehrt, daß das Weibchen die Eier unter großen Anstrengungen absetzt. Kriecht es nun im Randwinkel in die Höhe, so quetscht es sich gewissermaßen in die ganz feine Wasserschicht hinein, auf seinen Körper wird allseitig ein Druck ausgeübt, und das erleichtert offenbar das Zurückschieben und Auspressen der Eier.

Zytologische Untersuchungen.

4. Die Spermatogenese.

Ueber die Entwicklung des rudimentären *Dinophilus*-Männchens ist bisher nur sehr wenig bekannt. *Korschelt* (1882) und *Prowazek* (1900) machen einige kurze Angaben darüber, letzterer stellt in seinem Aufsatz eine ausführliche Arbeit in Aussicht, die aber leider nicht erschienen ist. *Prowazek* macht die interessante Mitteilung, daß von den durch die erste Furchungsteilung des Männcheneies entstehenden beiden ungleichen Zellen die große nur die Gonaden und die mesodermalen Bestandteile bildet, während im Weibchenei aus der großen Blastomere mesodermale wie auch ekto- und entodermale Elemente hervorgehen (vgl. auch *Nelson* 1904). Ueber die Richtigkeit dieser Angabe vermag ich nichts auszusagen, da ich die Entwicklung der Gonaden erst von einem späteren Zeitpunkte ab verfolgt habe. Eine genaue Untersuchung der Entwicklung des rudimentären Männchens wäre jedenfalls eine sehr interessante, wenn auch freilich nicht leichte Aufgabe. Die Entwicklungsdauer der Männchen beträgt bei Zimmertemperatur — ebenso wie die der Weibchen — etwa 7 Tage.

Schon auf einem sehr frühen Stadium der Embryogenese findet man auf Schnitten durch männliche Embryonen zahlreiche junge Geschlechtszellen, die den größten Teil des Leibesinnern ausfüllen (Fig. 6 auf Tafel III). Der Hoden ist paarig, doch liegen die beiden Hodensäcke, wie schon gesagt, so eng aneinander, daß die Grenze zwischen den beiden auf Schnitten kaum zu konstatieren ist, zumal da die Wände der Hodensäcke nicht von einem Epithel gebildet werden, sondern nur aus einer äußerst feinen Membran bestehen. Auch bei der von *Schimkewitsch* (1895) untersuchten Form aus dem Weißen Meere, also einer *Dinophilus*-Art mit nicht-rudimentären Männchen und wohlentwickelten Hoden, besteht übrigens die Hodenwand größtenteils nur aus einer Membrana propria. Die Kerne der jungen Geschlechtszellen unterscheiden sich von denen der somatischen Zellen durch ihre relative Größe und vor allem durch ihre viel stärkere Färbbarkeit. Während basische Farbstoffe von den Kernen der Somazellen kaum angenommen werden, treten die Spermatogonienkerne nach einer solchen Färbung immer sehr deutlich hervor. Nicht nur auf Schnitten, sondern auch an z. B. mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparaten heben sich die

Hoden durch ihre kräftige Färbung bei jungen und älteren Embryonen sehr scharf ab. Bei Vitalfärbung mit Neutralrot hingegen bleiben die Hoden gänzlich ungefärbt, es färben sich jedoch sehr intensiv Granula verschiedener Größe in den Somazellen. Die Spermatogonienkerne enthalten ein feines Spirem, das den ganzen Kern durchzieht. Ein Nukleolus scheint nicht vorhanden zu sein, wenigstens nicht regelmäßig. Die Kerne liegen in fein granuliertem Zytoplasma, die Zellgrenzen sind meist undeutlich. Die Zellen befinden sich in reger Vermehrung, man beobachtet sehr häufig Mitosen, und zwar erfolgen die Teilungen in einzelnen Komplexen synchron (Fig. 6). Die Kleinheit und große Zahl der Elemente erlaubt nicht eine sichere Feststellung der Chromosomenzahl, immerhin läßt sich mit einiger Gewißheit sagen, daß es mehr als 10 sind.

In etwas älteren Embryonen findet man in den Kernen der Geschlechtszellen die synaptischen Phänomene (Fig. 7), aus den Spermatogonien sind Spermatozyten erster Ordnung geworden. Wenn auch die Zellen zu klein sind, um Einzelheiten der im Kern um diese Zeit sich abspielenden Vorgänge zu ermitteln, so kann doch die Existenz einer Synapsis einwandfrei beobachtet werden. Die chromatischen Fäden oder Schleifen zeigen eine unipolare Anordnung, die einzelnen Fäden lassen sich in dem Bukett deutlich erkennen. Daß sich die Fäden zu einem dichten Klumpen oder Knäuel zusammenballen und das bilden, was man im engeren Sinne als Synapsis bezeichnet, beobachtete ich in der Spermatogenese nie, ganz im Gegensatz zur Oogenese, für die die Bildung eines dichten chromatischen Knäuels nach dem Bukettstadium ein Charakteristikum ist. Sämtliche Hodenzellen weisen die synaptischen Phänomene gleichzeitig auf. Nachdem die unipolare Anordnung der Chromatinschleifen sich aufgelöst hat, folgen sehr bald die Reifungsteilungen (Fig. 8 und 9). Auch deren Verlauf genauer zu verfolgen, gestattet die Kleinheit des Objektes nicht. Die Teilungen gehen wieder in einzelnen Komplexen synchron vor sich. Bei dem in Fig. 8 dargestellten Embryo hat die Mehrzahl der Geschlechtszellen die Spermatozytenteilungen bereits hinter sich, auf der rechten Seite laufen sie — wahrscheinlich handelt es sich um die zweite Reifungsteilung — gerade ab. Von den Spermatogonienmitosen unterscheidet sich die Spermatozytenteilung durch die geringere Zahl der Chromosomen, doch sind die einzelnen Chromosomen, die in die Reifungsteilungen eintreten, größer als in den Spermatogonien. In Äquatorialplatten,

die mit der Fläche im Schnitt liegen (Fig. 8), zählt man etwa 10 Chromosomen. Das ist, wie Eireifung und Embryonalentwicklung lehren, die haploide Chromosomenzahl. Es findet also vor den Reifungsteilungen eine Pseudoreduktion statt. Verschiedenheiten in der Größe der einzelnen Chromosomen sind, soweit sich das feststellen läßt, nicht vorhanden. Alle Elemente besitzen Kugelform. Die Größe der Kerne wird durch die Spermatozytenteilungen beträchtlich reduziert.

Nach Ablauf der Reifungsteilungen ballt sich das Chromatin mehr und mehr zusammen (Fig. 9 und 10), streckt sich dann in die Länge und wird zu einem spindelförmigen Körper, dem Kopf des Spermatozoons. Das Plasma wird größtenteils abgestoßen und wahrscheinlich resorbiert. So wandeln sich die Spermatiden in die reifen Samenfäden um, die aus dem spindelförmigen Kopf und einem kurzen Schwanzfaden bestehen. Die Hoden des voll entwickelten Männchens (Fig. 11) enthalten nur fertige Spermatozoen, die dicht gedrängt beieinander liegen. Fig. 11 ist nach einem Männchen gezeichnet, das allein noch im Kokon lag, die Weibchen hatten ihn bereits verlassen. Offenbar hatte das Männchen die Begattung schon ausgeführt. Dafür spricht einerseits die verhältnismäßig geringe Zahl von Spermatozoen, die sich noch in den Hoden befinden, und dann liegt neben dem Männchen eine Anzahl Samenfäden, die wahrscheinlich noch von der Begattung herrühren.

Zwingt uns auch die Ungunst des Objektes, uns mit diesen kurzen Feststellungen über die Spermatogenese zu begnügen, so lassen die Beobachtungen doch wenigstens den Schluß zu, daß die Spermatogenese in normaler Weise verläuft; nichts weist auf Besonderheiten hin. Alle Spermatiden und Spermatozoen scheinen gleich beschaffen zu sein, nichts spricht dafür, daß etwa zwei Sorten von Spermatozoen gebildet werden, die für die Geschlechtsbestimmung von verschiedener Bedeutung sein könnten.

5. Die Ovogenese bis zur Differenzierung der Eier.

Bei einem weiblichen Embryo, der kurz vor Beendigung seiner Entwicklung steht, ist das unpaare Ovar noch in sehr unentwickeltem Zustande. Es liegt in der Nische zwischen Magen und Enddarm auf der ventralen Seite und besteht aus einer in der Form eines Dreiecks angeordneten, verhältnismäßig geringen Zahl sehr kleiner Zellen.

Eingehüllt wird das Ovar von einem peritonealen Ueberzug, einer außerordentlich feinen Membran. Nur hie und da läßt sich einmal eine Epithelzelle mit kleinem Kern in der Hülle nachweisen. v. Malsen (1906), der die Membran ebenfalls beobachtete, hält sie für das Darmfaserblatt. Diese Annahme ist zurückzuführen auf die merkwürdige Anschauung, die sich v. Malsen über die Entstehung der Urgeschlechtszellen gebildet hat. v. Malsen glaubt beobachtet zu haben, daß sich Zellen aus der Darmwand loslösen, aktiv in den Raum unterhalb des Nahrungskanales zwischen Magen und Darm auswandern und zu Ureizellen werden. Durch die Ansammlung der Ureizellen soll das Darmfaserblatt vom Darmepithel abgehoben werden und so eine Hülle um das Ovar bilden. v. Malsen stützt seine Anschauung auf Angaben von Korschelt, der in seiner ersten Arbeit (1882) allerdings der Meinung Ausdruck gegeben hatte, die Eier entstünden aus dem Epithel des Darmkanals. v. Malsen hat aber ganz übersehen, daß Korschelt seine Angaben später (1887) berichtigt — v. Malsen scheint diese Arbeit Korschelts entgangen zu sein; er erwähnt sie weder im Text noch im Literaturverzeichnis — und erklärt hat, er würde heute auf eine solche Vermutung kaum mehr kommen. Von einer Entstehung der Urgeschlechtszellen aus der Darmwand kann gar keine Rede sein. Wie diese schon von sehr frühem Zeitpunkte scharf abgegrenzt ist, so auch das Ovar. Die Beobachtungen v. Malsens scheinen mir auf schlechte Fixierung seines Materials zurückzuführen zu sein. Aus welchem embryonalen Material die Gonade hervorgeht, hat Nelson in seiner Arbeit über die frühe Entwicklung des Dinophilus (1904) nachgewiesen; sie entstammt dem vierten Quadranten (D), genauer der linken hinteren Zelle des vierten Quartetts, der Zelle 4d, der Urzelle des Mesoblasts, die auf dem 29-Zellen-Stadium gebildet wird. Die Gonade leitet sich somit aus der gleichen Zelle her wie bei den Polychäten.

Im Gegensatz zu dem männlichen Embryo ist bei einem weiblichen Embryo, der kurz vor dem Abschluß seiner Entwicklung steht, die Zahl der Keimzellen, wie gesagt, sehr gering. In einem einheitlichen Zytoplasma — Zellgrenzen sind keine zu erkennen — liegt eine Anzahl kleiner Kerne mit feinem chromatischem Netzwerk und großem Nukleolus (Fig. 12). Mitosen findet man selten, sie scheinen sehr rasch abzulaufen. Wie in der Spermatogenese erfolgen auch hier die Teilungen in einzelnen Bezirken gleichzeitig, und zwar verläuft

die Teilung derart synchron, daß sich alle Mitosen auf dem gleichen Stadium befinden, in Fig. 12 beginnt gerade die Anaphase.

Das Ovar des eben ausgeschlüpften Weibchens sieht ganz ähnlich aus (Fig. 13), nur hat sich die Zahl der Ovogonien bereits vermehrt. Auch jetzt gehen noch weitere Teilungen vor sich. v. Malsen (1906) gibt an, daß er auch mit seinen stärksten Vergrößerungen niemals Teilungsfiguren beobachten konnte. Auch Shearer (1912) sah keine Mitosen, ja er sah bei einem eben ausgeschlüpften Weibchen nicht einmal die Kerne der Ovogonien! Er beschreibt das Ovar auf diesem Stadium als „eine vollständig klare, homogene Masse von Zytoplasma, mit gleichmäßig verteilten Granulis“. Durch Wachstum dieser Granula sollen die Ovogonien bzw. die Ovogonienkerne zustande kommen! Indem immer weitere Granula heranwachsen und zu Ovogonienkernen werden, füllt sich nach Shearer das ganze Ovar mit Ovogonien, die sich dann weiterhin amitotisch vermehren. Es ist wohl überflüssig, diese Shearersche Darstellung der Entstehung und Vermehrung der Ovogonien einer weiteren Diskussion zu unterziehen. Daß weder Shearer noch v. Malsen Mitosen beobachten konnten, ist mir gänzlich unverständlich. Sind auch die Spindeln klein und Mitosen selten, so ist doch keine sehr eingehende Untersuchung notwendig, um sie aufzufinden. Nelson (1907), dessen Arbeit freilich einen wesentlich sorgfältigeren Eindruck macht als die v. Malsens und die Shearers, hat bei *Dinophilus conklini* ebenfalls Zonen sich teilender Ovogonien gefunden.

Die Begattung der Weibchen erfolgt, wie wir gesehen haben, in der Regel kurz vor dem Ausschlüpfen innerhalb des Kokons. In fast jedem jungen Weibchen findet man denn auch das bei der Begattung empfangene Sperma, das in der Leibeshöhle liegt, in der Form eines mächtigen Ballens. Durch eine schleimige Masse, die wahrscheinlich das Produkt der neben der Penisscheide des Männchens liegenden Drüsen darstellt, werden die Spermien zusammengehalten. Da die Köpfe der Spermien sich mit basischen Farbstoffen intensiv färben, erkennt man sie besonders gut an Totalpräparaten von jungen Weibchen. Das durch die Begattung in die Leibeshöhle gelangte Spermienpaket wird neben den jugendlichen weiblichen Geschlechtszellen abgelagert. Zunächst bleiben die Spermien in dem Paket beisammen. Die jungen Ovogonien üben noch keine Anziehungskraft auf die Samenfäden aus, diese liegen ohne bestimmte

Orientierung in dem Paket (Fig. 14). Häufig sind zwei Spermienpakete vorhanden, von denen dann das eine rechts, das andere links vom Ovar liegt (Fig. 15). Ich vermute, daß jedes Paket einer Füllung des hohlen Penis und einer Ejakulation entspricht. Während v. Malssen „niemals in den Weibchen Spermatozoen entdeckte“, hat Shearer das erste Verhalten der Samenfäden im begatteten Weibchen richtig beobachtet, ist indessen mit der Deutung seiner weiteren Befunde wieder vollständig auf Abwege geraten. Ehe wir uns aber mit dem weiteren Schicksal der Samenfäden beschäftigen, wollen wir sehen, was aus den Ovogonien wird.

Je älter das Weibchen wird, desto mehr wachsen die Ovogonien heran (Fig. 14—17), der Charakter der Zellen wie der Kerne bleibt der gleiche. Mitosen werden seltener, auch geht die Vermehrung nicht mehr zonenweise vor sich, sondern es sind immer nur einzelne Zellen, die sich teilen (Fig. 15—17). Zellgrenzen sind nicht sichtbar, das ganze Ovar ist ein Synzytium, bestehend aus fein granuliertem Zytoplasma, in dem die Kerne liegen. Nur wenn sich ein Kern teilt, grenzt sich das umgebende Zytoplasma schärfer ab, es tritt eine Art Zellmembran auf, die aber nachher wieder verschwindet. Die Fasern der Spindeln sind sehr scharf ausgeprägt, eine Plasmastrahlung vermochte ich nicht zu entdecken, ebensowenig Zentrosomen und Zentriolen. Je älter die Ovogonien werden, desto mehr verdichtet sich das chromatische Netzwerk auf einer Seite des Kernes und ballt sich zusammen. Jeder Kern enthält einen großen Nukleolus, der von einem hellen Hof umgeben wird, d. h. das Retikulum legt sich dem Nukleolus nicht unmittelbar an, sondern umhüllt ihn in einem gewissen Abstand. Ob dieser helle Hof um den Nukleolus ein Kunstprodukt darstellt oder nicht, mag dahingestellt bleiben.

Auf dem in Fig. 18 wiedergegebenen Stadium bietet das Ovar gegenüber den vorhergehenden Stadien ein sehr verändertes Bild. Zunächst fällt auf, daß sehr deutliche Zellgrenzen vorhanden sind, jede Zelle ist von der benachbarten durch eine Membran scharf geschieden. Kern und Plasma haben an Größe weiterhin zugenommen. Mitosen findet man von nun an keine mehr, die Ovogonien sind zu Ovozyten erster Ordnung geworden. An den Kernen wird dies dadurch kenntlich, daß die synaptischen Phänomene auftreten. Die Chromatinschleifen ordnen sich unipolar an. Das Bukettstadium ist indessen in den Ovozyten (Fig. 18) bei weitem nicht so regelmäßig geformt wie in den Spermatozyten (Fig. 7). Während hier die ein-

zelen Schleifen gleichmäßig gegen den einen Pol hin konvergieren, gehen sie in den Oozyten wirt durcheinander und zeigen die Tendenz, sich zusammenzuballen und einen dichten Knäuel zu bilden, es resultiert eine typische Synapsis. Die Zusammenballung geht soweit, daß wir schließlich (Fig. 19) einen unregelmäßig geformten, nukleolusartigen Körper erhalten, einen „Chromatinnukleolus“, wie er auch bei vielen anderen Objekten gebildet wird (siehe Buchner 1918); ich will ihn im folgenden, um Verwechslungen mit dem echten Nukleolus von vornherein auszuschließen, als Karyosphäre bezeichnen¹⁾. Von dem echten Plastinnukleolus unterscheidet sich die Karyosphäre durch Größe, Form und Färbbarkeit. An Größe übertrifft der Nukleolus die Karyosphäre beträchtlich. Die Oberfläche des Nukleolus ist immer glatt, meist ist er kugelförmig, bisweilen erscheint er etwas abgeplattet oder oval. Die Karyosphäre hingegen ist selten ganz rund, häufig ist sie etwas in die Länge gezogen, zu Beginn ihrer Entstehung ist ihre Oberfläche vielfach runzelig und zackig. Mit zunehmendem Alter verliert der Nukleolus seine starke Färbbarkeit. Während er in den Ovogonien bei Eisenhämatoxylinfärbung auch bei starker Differenzierung (mag diese mit Eisensalaun oder mit salzsaurem Alkohol erfolgen) intensiv schwarz bleibt, ist er in den Oozyten nach dem Bukettstadium meist blaß gefärbt, in seinem Innern sind häufig eine oder mehrere Vakuolen sichtbar. Die Karyosphäre ist bei Eisenhämatoxylinfärbung tiefschwarz. In den Ovogonien verbinden sich die Chromosomen während der Mitose und in schwächerem Maße das chromatische Retikulum in den Ruhekernen mit basischen (z. B. Safranin), der Nukleolus mit sauren Farben (z. B. Lichtgrün); allerdings ist zu bemerken, daß gerade für das Safranin, wie auch bei anderen Objekten vielfach, auch der Nukleolus besondere Vorliebe zeigt. In den jugendlichen Oozyten zeigen Chromosomen und Nukleolarsubstanzen das gleiche färberische Verhalten wie in den Ovogonien. Nach dem von Jörgensen (1913) formulierten „Gesetz der umgekehrten Reaktionsweise der Kernkomponenten im wachsenden Ei“ färben sich nach dem Bukettstadium die Chromosomen oxychromatisch, die Nukleolarsubstanzen basi-

¹⁾ Karyosphären definiert Brühl (1915) als „Klumpen aus dichtgedrängten oder verknäuelten Chromosomen, nur in Geschlechtszellen gefunden“. Der Ausdruck stammt von Blackman (1903), der ähnliche nukleolusartige Zusammenballungen des Chromatins in den Spermatozyten von *Scolopendra* beschrieben hat.

chromatisch. Diese Regel hat auch für *Dinophilus* Geltung. Der Umschlag in der färberischen Reaktion der Kernsubstanzen tritt aber hier nicht gleich nach den synaptischen Phänomenen auf, sondern erst nach der nunmehr einsetzenden Verschmelzungsperiode; wir werden später auf diesen Umschlag noch zu sprechen kommen. Mit dem Ablauf der synaptischen Phänomene und der Bildung der Karyosphären ist die erste, nicht sehr umfangreiche Wachstumsperiode der Oozyten beendet.

Die Verschmelzungsperiode stellt die zweite Wachstumsperiode der Oozyten dar. Sie beginnt gleich nach Zusammenballung des Chromatins zur Karyosphäre (Fig. 19). Zwischen zwei benachbarten Zellen löst sich die Membran auf, so daß eine Zelle mit zwei Kernen entsteht. Die beiden ursprünglichen Zellen unterscheiden sich in nichts voneinander. Auch nach Auflösung der Zellmembran läßt sich zuerst nicht sagen, welcher von den beiden Kernen der Degeneration verfällt. Diese setzt aber immer bei dem einen der beiden Kerne sehr bald ein, und man findet in den in der Verschmelzungsperiode stehenden Oozyten die verschiedensten Degenerationsstadien solcher aufgenommenen Kerne (Fig. 19—22). Zuerst schwindet die Kernmembran (Fig. 20). Dadurch gelangen Nukleolus und Karyosphäre ins Zytoplasma, wo auch sie langsam ihrer Auflösung entgegengehen (Fig. 21 und 22). Ehe die letzten Reste des „gefressenen“ Kernes verschwunden sind, kann schon wieder eine neue Zelle aufgenommen werden (Fig. 19 und 22), der dann das gleiche Schicksal widerfährt. So wächst die Oozyte auf Kosten ihrer Nachbarzellen. Eine Dominanz bestimmt gearteter Oozyten über andere ist dabei, wie nochmals betont sei, niemals zu konstatieren. Ich hebe das besonders gegenüber den Angaben v. M a l s e n s hervor, nach dessen Beobachtungen zu Beginn der Verschmelzungsperiode zwar auch die Zellen „nicht den geringsten erkennbaren Unterschied“ zeigen; um die bereits durch Verschmelzung herangewachsene kugelförmige „Ovogonie“ aber soll sich ein Mantel kleiner „Nährzellen“ sammeln, die dann ebenfalls gefressen werden. Eine derartige Differenzierung in Ei- und Nährzellen habe ich nie beobachten können. Der untere Teil der Figur 19 gibt genau das Bild wieder, das der Teil des Ovars bietet, welcher sich in der Verschmelzungsperiode befindet. Alle in einer Region liegenden Zellen sind ungefähr gleich groß und enthalten entweder zwei Kerne oder einen und die Reste eines zweiten, von kleinen Nährzellen aber kann nicht die Rede sein, bei weiterer

Verschmelzung sind es immer wieder annähernd gleich große Zellen, die verschmelzen.

Eine weitere Frage ist nun die, ob die Zellverschmelzungen auch von Kernverschmelzungen begleitet sind. v. Malsen bejaht diese Frage und gibt einige Bilder, die die Kernverschmelzungen beweisen sollen. Schon O s c h m a n n (1914), der selbst umfangreiche Zell- und Kernverschmelzungen bei *Tubifex* beschrieben hat, hebt hervor, daß die Beweisführung v. Malsens nicht überzeugend ist. Ich pflichte dem völlig bei. Allerdings habe ich anfangs selbst geglaubt, daß auch bei *Dinophilus* Kernverschmelzungen vorkommen, und habe dem in meiner 1914 erschienenen Mitteilung Ausdruck gegeben. Je mehr ich aber die vermeintlichen Beweise geprüft habe, desto mehr bin ich schwankend geworden, und heute muß ich sagen, daß ich die Existenz von Kernverschmelzungen in der Ovogenese von *Dinophilus* für sehr unwahrscheinlich halte. Wenn zwei Kerne nach Auflösung der Zellmembran sich aneinanderlegen und gegenseitig abplatten, was man oft beobachten kann (Fig. 19 und 22), so ist das noch kein Beweis für eine nachfolgende Kernverschmelzung. Langgestreckte oder in der Mitte eingeschnürte Nukleolen (Fig. 22 und 26) sind ebensowenig ein Beweis für vorausgegangene Kernverschmelzung; sie sind es um so weniger, als die Nukleolen auch vor der vermeintlichen Verschmelzung schon langgestreckt sein können (Fig. 22), und als andererseits auch dann, wenn die Oozyten die Verschmelzungsperiode bereits hinter sich haben (Fig. 26), solche Nukleolenformen keine Seltenheit sind. Ueberdies kommen Kerne mit z w e i Nukleolen nicht vor, ein Stadium, das doch die Verschmelzung der Nukleolen einleiten müßte, es sei denn, man wollte annehmen, daß die Verschmelzung der Kerne auch die sofortige Verschmelzung der Nukleolen zur Folge hätte; dafür wäre aber wohl wieder ein flüssiger Aggregatzustand der Nukleolen Voraussetzung, wogegen mannigfache Beobachtungen sprechen. Das Vorhandensein von zwei Karyosphären in einem Kern (Fig. 19) beweist nicht eine stattgehabte Verschmelzung, die Karyosphären können sich durch Knospung vermehren und tun dies, wie wir sehen werden, auf späteren Stadien sogar regelmäßig. Bilder, wie sie O s c h m a n n für *Tubifex* gibt, und die in der Tat Kernverschmelzung beweisen, fand ich bei *Dinophilus* niemals. Die Verschmelzungsprozesse bei *Dinophilus* haben große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen in der Ovogenese vieler Cölenteraten, wie sie

von D o f l e i n (1896), T r i n c i (1906) u. a. beschrieben worden sind. Auch hier erfolgen wohl Verschmelzungen gleichartiger Zellen — die Zellen sind nicht zu Ei- und Nährzellen prädestiniert — in ausgedehntem Maße, K e r n verschmelzungen aber kommen niemals vor. Ob eine Zelle frißt oder gefressen wird, hängt wahrscheinlich hier wie dort lediglich von dem Ernährungszustand ab, in dem sie sich gerade befindet.

Am Ende der Verschmelzungsperiode (Fig. 23) hat jede Oozyte ungefähr das Drei-, Vierfache der Größe erreicht, die sie zu Anfang hatte. Daraus kann indessen nicht geschlossen werden, daß sie aus etwa 3—4 Oozyten hervorgegangen ist. Ich möchte die Zahl der Zellen, die sich zu einer definitiven Oozyte vereinigen, als weit größer annehmen. „Es ist leider unmöglich“, sagt v. M a l s e n vollständig mit Recht, „eine auch nur annähernd genaue Zahl anzugeben, weil die zuerst vereinigten Nährzellen schon in voller Auflösung begriffen und nicht mehr einzeln unterscheidbar sind, während noch immer neue in den Verschmelzungsprozeß mit einbezogen werden.“ Worauf ich hier mit besonderem Nachdruck hinweisen muß, ist die Tatsache, daß am Ende der Verschmelzungsperiode die Differenzierung in weibliche und männliche Eier noch nicht erfolgt ist. Conklin (1906) gibt an, daß 25—30 Zellen notwendig seien zur Bildung eines Weibcheneies, eine viel geringere Zahl aber sei erforderlich zur Bildung eines Männcheneies. Ich habe mich immer und immer wieder gefragt, wie Conklin das festgestellt haben will. Conklin beruft sich auf R. Hertwig (1905). A. a. O. hat Hertwig die Resultate v. M a l s e n s vorläufig mitgeteilt. Er sagt allerdings, daß die Zahl der zu einem weiblichen Ei verschmelzenden Zellen viel größer sei als beim männlichen Ei, über die wirkliche Zahl der in dem einen wie in dem anderen Falle verschmelzenden Keimzellen macht er indessen ebensowenig eine Angabe wie v. M a l s e n. Daß mehr als zwei Zellen verschmelzen, läßt sich mit Gewißheit sagen; neben zwei intakten Kernen kann die Zelle ja noch die Reste eines dritten enthalten, vielleicht lassen sich hin und wieder sogar noch Spuren eines vierten nachweisen. Aber wer will sagen, wie viele Kerne schon aufgelöst sind, wenn keine Spuren mehr von ihnen da sind? Aus der Volumvergrößerung der Oozyten während der Verschmelzungsperiode die Zahl der verschmelzenden Zellen berechnen zu wollen, halte ich für eine zu unsichere Methode.

Zu Ende der Verschmelzungsperiode (Fig. 23) lockert sich der Zusammenhang der Eizellen; sie schließen nicht mehr lückenlos aneinander, sich gegenseitig abplattend, sondern runden sich mehr und mehr ab. Alle Eier aber sind, soweit sich das beurteilen läßt, gleich groß und auch sonst nicht irgendwie morphologisch different. Ebenso wie Hertwig vertreten auch v. Malsen und Conklin die Ansicht, daß zur Bildung eines Weibcheneies mehr Zellen notwendig sind als zur Bildung eines Männcheneies. Diese Ansicht ist gewiß sehr einleuchtend, wenn man die enormen Größenunterschiede zwischen den fertigen Weibchen- und Männcheneiern ins Auge faßt, beweisen läßt sich aber ihre Richtigkeit nicht, ja das Fehlen morphologischer Differenzen zwischen den einzelnen Oozyten nach Beendigung des Verschmelzungsprozesses spricht eher gegen diese Annahme als dafür.

Zu Beginn der Verschmelzungsperiode besitzt jede Oozyte eine Karyosphäre, in der das gesamte Chromatin konzentriert ist (Fig. 19 oben). Ich erwähnte schon, daß man in etwas älteren Oozyten, in denen die Resorption gefressener Zellen und Kerne in vollem Gange ist, hin und wieder zwei Karyosphären findet (Fig. 19 unten). Je mehr sich die Verschmelzungsperiode ihrem Ende nähert, desto häufiger werden Kerne mit zwei Karyosphären, bis schließlich ihre Zahl überwiegt (Fig. 23). Diese Vermehrung ist zurückzuführen auf Durchschnürungen und Knospungen der ursprünglichen Karyosphären (Fig. 19 unten und Fig. 24). Eine multiple Vermehrung erfolgt indessen nie. Noch in anderer Hinsicht ändert sich das Verhalten der Karyosphären gegen Ende der Verschmelzungsperiode. Während sie anfangs (Fig. 19—22) getrennt vom Nukleolus liegen, in der Regel sogar gerade auf der gegenüberliegenden Seite des Kernes, schmiegen sie sich später dem Nukleolus dicht an (Fig. 23), und wenn der Kern zwei Karyosphären enthält, liegen sie meist an entgegengesetzten Polen (Fig. 23 und 25).

Es bleibt uns noch das Schicksal der Spermatozoen während der zuletzt beschriebenen Entwicklung des Ovars zu betrachten. Wir haben die Spermien verlassen, als sie sich im eben ausgeschlüpften Weibchen in der Form von ein oder zwei Paketen neben den Ovogonien abgelagert hatten (Fig. 14 und 15). Hier bleiben sie gänzlich inaktiv liegen, bis die Ovogonien zu Oozyten geworden sind. Erst wenn in den Oozyten die synaptischen Phänomene vorüber sind, lösen sich die Spermienpakete auf. Die Samenfäden dringen nun in

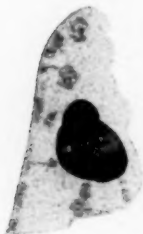
das Ovar ein, man findet sie überall zwischen den wachsenden Oozyten (Fig. 19 und 23). Niemals habe ich indessen beobachtet, daß auf diesen Stadien schon eine Besamung der Oozyten erfolgt. Ein chemotaktischer Reiz scheint von den Eizellen direkt noch nicht auf die Samenzellen auszugehen. Das Anhaften der Spermien an den Zellwänden ist wohl lediglich eine physikalische Erscheinung. Wenn sich nach Beendigung der Verschmelzungsperiode der Verband der Eizellen lockert, so wird es den Spermatozoen leicht, zwischen die Zellen einzudringen, und es liegt denn auch auf späteren Stadien fast an jeder Oozyte wenigstens ein Spermium, so daß jedes Ei im rechten Augenblick besamt werden kann.

Wie ist nun aber Shearer auf seine phantastischen Ideen betreffend Besamung der Ovogonien, Kerndualismus, amitotische Teilung der Ovogonien, geschlechtsbestimmende letzte Ovogonienteilung usw. gekommen? Vergleichen wir unsere mit seinen Beobachtungen, so stellen wir zunächst fest, daß Shearer weder die Ovogonienmitosen noch die synaptischen Phänomene in den jungen Oozyten gesehen hat. Seine ebenfalls sehr merkwürdigen Anschauungen über die Entstehung der ersten Ovogonien haben wir bereits zurückgewiesen. Daß er nach Mitosen gesucht hat, ohne solche zu finden, ist mir, wie gesagt, unverständlich. Und wie so oft das vergebliche Suchen nach Mitosen zu der Annahme amitotischer Vermehrung der Zellen geführt hat — daß eine Vermehrung stattfindet, ist meist ja evident —, so hat auch Shearer sich verleiten lassen, nach Amitosen zu suchen und — findet auch solche. Er findet amitotische Vermehrung der „Ovogonien“ in der Verschmelzungsperiode. Zwei aneinanderliegende Kerne in einer Zelle betrachtet er als das Resultat einer Amitose, ein langgestreckter oder in der Mitte eingeschnürter Nukleolus weist auf den Beginn einer solchen hin usw., kurz das, was v. Malsen als Beweis einer Kernverschmelzung ansieht, ist für Shearer der Beweis für eine direkte Kernteilung! Dieselben Einwände, die wir gegen v. Malsen geltend gemacht haben, gelten natürlich auch in diesem Falle. Und selbst wenn Shearer den Beweis erbracht hätte, daß eine amitotische Vermehrung der Kerne existiert, so müßte er doch auch noch weiter zeigen, daß die beiden Tochterkerne auf zwei Zellen verteilt werden und nicht etwa der eine degeneriert. Ich pflichte Boveri (1914), der in seiner Arbeit über die Entstehung maligner Tumoren die Frage des Vorkommens von Amitosen in normalen Geweben

einer ausführlichen Besprechung unterzogen hat und dabei auch auf die Angaben Shearers hinweist, voll und ganz bei, wenn er zu dem Schluß kommt: „Alle Angaben über amitotische Kernteilung mit darauffolgender Protoplastmateilung sind mit der größten Skepsis aufzunehmen; soweit sie sich auf normales Geschehen beziehen, beruhen die meisten nach meiner Ueberzeugung auf Irrtum.“ Uebrigens scheint Shearer sich selbst über den Verlauf des Prozesses nicht im klaren zu sein, denn er gibt an, daß neben den amitotischen Kernteilungen auch Zell- und Kernverschmelzungen vorkommen, die beiden Prozesse sollen „Hand in Hand“ gehen. Wie er aber beide Vorgänge im Präparat einwandfrei auseinanderhalten kann, sagt er nicht. Sollen etwa die Kerne sich nur teilen, um gleich darauf wieder zu verschmelzen?

Die Spermienpakete in den eben ausgeschlüpften Weibchen hat auch Shearer gesehen, auch daß sie sich später auflösen und die Samenfäden sich im Ovar verteilen, bemerkte er. Hier aber beginnen wieder die Irrwege Shearers. Die Spermien sollen in die „Ovogonien“ eindringen und sich mit den Kernen vereinigen. Eine Durchmischung der mütterlichen und väterlichen Kernsubstanzen soll indessen nicht stattfinden, sie werden nur von einer gemeinsamen Hülle umschlossen. Ebenso wie die „Ovogonien“kerne, d. h. mit diesen, sollen sich auch die Spermakerne amitotisch teilen, nur bei der letzten „Ovogonien“teilung soll die Teilung des Spermakernes unterbleiben, er soll ungeteilt in die eine Ovozyte geraten, während die andere nur mütterliche Kernsubstanzen erhält. Aus dieser soll ein kleines Männchenei, aus jener ein großes Weibchenei entstehen. Und was sind die vermeintlichen Köpfe der Spermatozoen in den „Ovogonien“? Nichts anderes als die Karyosphären, deren Entstehung aus den zusammengeballten Chromatinfäden nach der Synapsis Shearer nicht erkannt hat, und so kommt er wieder auf diese sonderbare Idee der „Befruchtung“ junger „Ovogonien“. Ist diese Idee wenigstens auf richtige, wenn auch falsch gedeutete Befunde aufgebaut, so fragt man sich doch vergeblich, welche Beobachtungen ihn zu der Annahme einer ungleichen letzten „Ovogonien“-teilung berechtigen. Seine Abbildungen können nicht im entferntesten auch nur als die Spur eines Beweises für seine Ansicht betrachtet werden, hier hat Shearer vielmehr seiner Phantasie vollkommen frei die Zügel schießen lassen. Die Ovozyten unterscheiden sich am Ende der Verschmelzungsperiode, wie immer wieder betont sei,

morphologisch überhaupt nicht, weder in der Form und Größe ihres Plasmaleibes noch in der Form und Größe ihrer Kerne. Aber auch dann, wenn eine Differenzierung der Eier in männliche und weibliche bereits erfolgt ist, sind die Kerne in allen Eiern gleich gebaut, der Kern eines Männcheneies (Fig. 31) ist nur eine Miniaturausgabe des Kernes eines Weibcheneies (Fig. 30). Wenn Shearer zwischen diesen beiden Kernen einen Gegensatz zu erblicken vermag, so kann man ihm den Vorwurf nicht ersparen, daß er seine Beobachtungen seiner Theorie angepaßt hat, wie man denn überhaupt aus der ganzen Arbeit den Eindruck gewinnt, daß die Theorie der Geschlechtsbestimmung, die er für *Dinophilus* aufgestellt hat, das Primäre war, und daß er unter dem Zwange einer vorgefaßten Meinung manches zu sehen glaubte, was in Wirklichkeit gar nicht vorhanden ist.

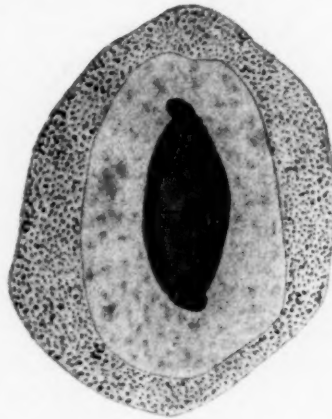


Textfigur 2.
Keimfleck („Amphinukleolus“) von
Epeira diademata.
(Nach Obst).

Wie sehr Shearer in seiner vorgefaßten Meinung befangen war, beleuchtet am besten die Tatsache, daß er die wahre Natur seiner „Spermakerne“ oder „männlichen Vorkerne“, der Karyosphären, nicht erkannt hat, obwohl er selbst auf ihre große Ähnlichkeit mit Gebilden hinweist, die als für die Ovogenese zahlreicher Spezies charakteristisch schon des öfteren beschrieben worden sind. Shearer weist auf die vorzüglichen Abbildungen von Obst (1899) und van Bamberke (1898) hin. Ich füge dem noch die ausgezeichnete Arbeit Jörgensens (1913) bei, der ebenfalls zahlreiche vortreffliche Abbildungen gibt und auch die Literatur ausführlich bespricht. Die genannten Autoren haben in den wachsenden Eiern verschiedener Mollusken und Spinnen zwei (oder sogar drei) verschiedene Sorten von Nukleolarsubstanzen gefunden. Die beiden Sorten, die sich in erster Linie durch ihr färberisches Verhalten unterscheiden, sind bei ihrem Auftreten völlig unabhängig voneinander, können sich aber, veranlaßt durch mechanische oder chemotaktische Reize, aneinanderlagern und Körper bilden, die man mit einem nicht sehr glücklichen Namen als „Amphinukleolen“ bezeichnet hat. Diese „Amphinukleolen“ erinnern in der Tat auffallend an die Nukleolen mit angelagerten Karyosphären in den Oozyten von *Dinophilus*. In Textfigur 2 gebe ich nach Obst den Keimfleck („Amphinukleolus“) einer Oozyte von *Epeira diademata*

wieder; man vergleiche diese mit der in Textfigur 3 reproduzierten Abbildung Shearers und mit meiner Fig. 23 oder 25, die Ähnlichkeit ist frappant. Die Ähnlichkeit erstreckt sich auch auf die verschiedene Färbbarkeit der beiden, den „Amphinukleolus“ zusammensetzenden Komponenten. Obst färbte mit Boraxkarmin in toto und mit Solidgrün oder Methylgrün im Schnitt. Dabei erwies sich die eine Komponente als erythrophil, die andere als zyanophil. Bei dem in Textfig. 2 abgebildeten Nukleolus färbte sich der „Hauptkeimfleck“ rot, die beiden den Polen aufsitzenden Kappen färbten sich blau, doch kann, wenn die zyanophile Substanz an Masse überwiegt, auch eine umgekehrte Lagerung der beiden Komponenten erfolgen. Jörgensen benutzte die Zimmermannsche Jodgrün-Fuchsin-Methode und erzielte ebenfalls sehr distinkte Doppelfärbungen der „Amphinukleolen“. Ich wandte sowohl die Obstsche wie auch die Zimmermannsche Nukleolenfärbung sowie noch mehrere andere Färbungen an und erhielt dieselben Resultate wie schon de Beauchamp (1912) mit der Mannschen Färbung: die großen Plastinnukleolen, denen ich mit de Beauchamp trophische Funktionen zusprechen möchte, färbten sich mit saueren, die kleinen anhaftenden Karyosphären, entsprechend ihrer chromosomalen Entstehung, mit basischen Farbstoffen.

Trotz ihrer Ähnlichkeit möchte ich indessen nicht behaupten, daß die „Amphinukleolen“ der Mollusken und Spinnen und die Nukleolen + Karyosphären des *Dinophilus* gleichwertige Gebilde sind. Die Genese der Gebilde scheint nämlich nicht die gleiche zu sein. Bei *Dinophilus* kann, glaube ich, gar kein Zweifel darüber bestehen, daß die Karyosphären nichts anderes sind als die nukleolenartig zusammengeballte Substanz der Chromosomen. Obst hält es zwar auch für möglich, daß zwischen der zyanophilen Substanz und dem Chromatin Beziehungen existieren, Jörgensen hingegen be-



Textfigur 3.

Oozyte von *Dinophilus gyrociolatus* mit langgestrecktem Nukleolus und zwei Karyosphären, nach Shearer Ovogonie mit weiblichen und männlichen Kernbestandteilen in Amitose. (Nach Shearer.)

streitet einen morphologischen Zusammenhang der Nukleolen mit den Chromosomen ganz entschieden. Wir kommen damit auf die Frage der Existenz „echter Chromatinnukleolen“ überhaupt. Die Möglichkeit einer nukleolaren Entstehung der Chromosomen und umgekehrt einer chromosomalen Entstehung der Nukleolen ist ebenso oft bestritten worden, wie sie behauptet worden ist. M. E. ist diese verschiedene Auffassung der Beziehungen der Nukleolen zu den Chromosomen in erster Linie darauf zurückzuführen, daß die heterogensten Dinge als Nukleolen bezeichnet worden sind. Brüel unterscheidet vier Klassen „nukleolusartiger Bildungen“ in seiner Zusammenfassung (1915): 1. Karyosphären. Diese sind, wie gesagt, lediglich Klumpen aus zusammengeballten Chromosomen. 2. Chromatinnukleolen. Mit diesem Namen bezeichnet Brüel im speziellen die „Ruhe“stadien mancher Heterochromosomen. Auch diese verdienen den Namen „Nukleolen“ nicht. 3. Eigentliche Nukleolen oder Plasmosomen, oxychromatisch oder achromatisch. 4. Pseudochromatische Nukleolen, Chromoplasten oder Karyosomen, mit den vorhergehenden durch Uebergänge verbunden, auch Substanzen umfassend, die heterogener Natur sein mögen, nicht stets Nukleolengestalt tragend. Sieht man davon ab, daß Brüel in der letzten Klasse wahrscheinlich einige Bildungen unterbringt, die nicht dazu gehören, so kann man die beiden letzten Klassen als echte Nukleolen zusammenfassen. Die Form des Gebildes genügt jedenfalls ebensowenig, um ihm die Bezeichnung Nukleolus beizulegen, wie das färberische Verhalten. Wenn ein „Nukleolus“ sich basichromatisch färbt, so ist damit ein genetischer Zusammenhang mit den Chromosomen noch nicht erwiesen. Wie sehr das färberische Verhalten wechseln kann, geht aus den Untersuchungen Jørgensens (1913) hervor. Wir haben sein „Gesetz der umgekehrten Reaktionsweise der Kernkomponenten im wachsenden Ei“ bereits zitiert. Darnach sind nach dem Bukettstadium die Chromosomen oxy-, die Nukleolarsubstanzen basichromatisch. Auch für *Dinophilus* gilt diese Regel — wir wollen es vermeiden, ehe ihre Allgemeingültigkeit bewiesen ist, von einem „Gesetz“ zu sprechen —, nur tritt, wie gesagt, der Umschlag erst später, nach der Differenzierung der Eier, auf. Worauf es uns hier vor allem ankommt, ist zu zeigen, daß die färberische Reaktion kein untrügliches Zeichen für die Deszendenz des betreffenden Gebildes ist. Der „Chromatin-

nukleolus“ oder, wie wir ihn genannt haben, die Karyosphäre in den Oozyten des *Dinophilus* ist nicht deshalb ein Abkömmling der Chromosomen, weil er bzw. sie sich ebenso färbt wie diese, sondern weil man seine Entstehung aus den Chromosomen direkt verfolgen kann. Für derartige „Nukleolen“ sollte man diesen Namen überhaupt nicht verwenden. Handelt es sich in den b e i d e n Komponenten der „Amphinukleolen“ bei Mollusken und Spinnen um echte Nukleolarsubstanzen, so sind sie dem Nukleolus + Karyosphäre bei *Dinophilus* n i c h t gleichwertig, es besteht nur eine äußere Ähnlichkeit zwischen den beiden Gebilden. Vielleicht sind es aber in beiden Fällen gleiche Faktoren, die diese äußere Ähnlichkeit hervorrufen; rein mechanische oder auch chemotaktische Reize mögen hier wie dort Ursache des Aneinanderlagerns der beiden Substanzen sein. Geht die Vereinigung von Chromosomen bzw. Karyosphäre und Nukleolus noch weiter als bei *Dinophilus*, so kann ein morphologisch vollkommen einheitlich erscheinendes Gebilde entstehen. Auf diese Weise bildet sich m. E. der für die Keimbläschen der Trematodeneier so charakteristische große „Nukleolus“. Die Chromosomen entstehen aus diesem „Nukleolus“ nicht, indem Nukleolarsubstanz in Chromosomensubstanz übergeht, sondern der zusammengesetzte „Nukleolus“ löst sich schließlich wieder in seine Bestandteile auf, zerfällt wieder in die Chromosomen einerseits und die Nukleolarsubstanz andererseits. Im übrigen sei, was die Beziehungen zwischen Chromosomen und Nukleolen anbetrifft, auf die ausführliche Behandlung der Frage bei B u c h n e r (1918) hingewiesen, dessen Standpunkt ich völlig teile.

Die Zusammenballung des Chromatins in der Karyosphäre während der Verschmelzungsperiode scheint mir auf eine vollständige Inaktivität der chromosomalen Substanz während dieser Periode hinzuweisen. Sobald die Verschmelzungsperiode zu Ende ist, hört auch diese Inaktivität der Chromosomen auf, die Karyosphären lockern sich mehr und mehr auf (Fig. 26), es differenzieren sich die Chromosomen als Tetraden heraus (Fig. 27). Doch das ist das Stadium, auf dem auch die Scheidung in weibliche und männliche Eier vor sich geht, von der im nächsten Kapitel die Rede sein soll.

6. Differenzierung der Eier, Besamung, Eireifung und Befruchtung.

An die Verschmelzungsperiode schließt sich die dritte Wachstumsperiode des Eies an. Das Wachstum ist während dieser Periode

weitaus am intensivsten, wenigstens für die eine Sorte von Eiern, die Weibcheneier. Das Ei vergrößert sich nicht mehr durch Aufnahme geformter Substanzen, sondern die Ernährung erfolgt durch die Gewebe, nur hie und da wird noch einmal eine junge Ovozyte gefressen. Dabei ist nun sehr bald zu konstatieren, daß nicht alle Zellen gleich rasch wachsen, sondern eine kleinere Zahl bleibt hinter der Mehrzahl an Größe zurück, es beginnen sich morphologisch die Weibchen- und die Männcheneier zu scheiden. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Männcheneier das Produkt kümmerlicher Existenzbedingungen sind, daß sie der Ernährungsstrom nicht in dem Maße erreicht hat wie die Weibcheneier. „In bezug auf die Ausnützung des im Ovar vorhandenen Raumes durch die Ovozyten“, so sagt v. Malsen, „zeigt sich als fast ausnahmslose Regel, daß die Mitte des Hohlraumes von den großen weiblichen Eiern eingenommen wird, während die kleinen männlichen an der Peripherie oder in den äußersten Ecken Platz zu finden pflegen.“ Die Beobachtung v. Malsens ist richtig, wenn man die bereits zur Ablage reifen Weibchen- und Männcheneier betrachtet. Die kleinen Männcheneier müssen die Lücken füllen, die ihnen die weiblichen Eier lassen, sie werden an den Rand oder in die Ecken gedrückt (Tafel IV Fig. 34), ja die großen Weibcheneier nehmen den Raum oft derart in Anspruch, daß sie die Männcheneier fast vollständig umgreifen (Fig. 35). Das ist aber immer erst auf diesen späten Stadien der Fall, wenn die Eier schon vollständig locker in der Leibeshöhle liegen. Wenn sich die Eier zu differenzieren beginnen, ist von einer besonderen Lagerung dieser oder jener Sorte von Eiern im Ovar nicht das geringste zu bemerken. Man vermag nur zu konstatieren, daß zwei Sorten von Eiern gebildet werden, und daß sie in bestimmtem Verhältnis — worüber bei Besprechung der experimentellen Untersuchungen Genaueres gesagt wird — gebildet werden, nach sichtbaren Ursachen hierfür sucht man vergeblich.

Auch die Besamung ist ohne Einfluß auf die Differenzierung der Eier, sie erfolgt immer erst nach der Differenzierung (Fig. 33). In morphologisch noch indifferenten Eiern fand ich niemals Spermien. — Uebrigens wird die Unabhängigkeit der Eidifferenzierung von der Befruchtung ja auch durch das im experimentellen Teil zu besprechende Verhalten unbegattet gebliebener Weibchen erwiesen. — Die phantastischen Angaben Shearers über Besamung von „Ovo-

gonien“, amitotische Vermehrung der Ei- und Spermakerne usw. sind damit jedenfalls erledigt. Immerhin erfolgt die Besamung der *Dinophiluseier* zu einem verhältnismäßig frühen Zeitpunkte, während der letzten Wachstumsperiode und vor der Reservestoffbildung des Eies. Die beiden in Fig. 33 abgebildeten Eier (Weibchen- und Männchenei) sind in die dritte Wachstumsperiode eingetreten, das Weibchenei hat sich schon stark vergrößert, in ihm beginnt gerade die Dotterbildung, beide Eier aber haben ihre definitive Größe bei weitem noch nicht erreicht, beide indessen sind schon besamt. Die Köpfe der eingedrungenen Spermien haben zwar noch ihre spindelförmige Gestalt, aber sie sind doch schon stark aufgequollen: und haben um sich einen hellen Hof gebildet.

Die Besamung kann bekanntlich bei den verschiedenen Organismen zu sehr verschiedener Zeit erfolgen, bald findet sie vor, bald während der Eireifung, bald nach derselben statt. Eine derart frühe Besamung der Oozyten wie bei *Dinophilus* ist indessen selten. Bisher sind erst zwei ähnliche Fälle beschrieben worden: die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum*, einem alloiocölen Turbellar, nach den Untersuchungen v. Hofstens (1909, 1911) und die Besamung der jugendlichen Oozyte bei dem Archianneliden *Saccocirrus*, die Buchner (1914) untersucht hat. In beiden Fällen dringen die Samenfäden in die jungen, noch nicht heran-gewachsenen Oozyten ein, jedoch immer erst dann, wenn die synaptischen Phänomene vorüber sind, wenn das Bukett aufgelöst ist und einem Chromatinretikulum Platz gemacht hat. Bei *Dinophilus* liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als hier auf das Bukettstadium und die Synapsis noch die Verschmelzungsperiode folgt, in der das Chromatin in den Karyosphären konzentriert ist. Wenn die Verschmelzungsperiode beendet ist und die letzte Wachstumsperiode beginnt, tritt auch das in den Karyosphären inaktivierte Chromatin wieder in Funktion. Die Karyosphären lockern sich auf (Fig. 26), und es gehen aus ihnen — ein ähnliches Verhalten zeigen nach Blackman (1903) die Karyosphären in der Spermatogenese von *Scolopendra* — die Tetraden hervor (Fig. 27), anfangs kleine rundliche Gebilde, die aber bald aufquellen, sich in die Längsstrecken und dann meist deutlich ihre Doppelnatur erkennen lassen (Fig. 28). Ihre Zahl läßt sich ohne Schwierigkeit auf 10 ermitteln, eine Zahl, die der haploiden Chromosomenzahl entspricht. In dem in Fig. 28 abgebildeten Zustande — es ist das Stadium, auf dem sich

zum erstenmal die zukünftigen Weibcheneier durch das stärkere Wachstum ihres Plasmaleibes von den Männcheneiern unterscheiden lassen — verweilen die Tetraden nur kurze Zeit. Sie beginnen sich aufzulockern (Fig. 29). Während dieser Auflockerung sehen wir die Samenfäden in die Eier eindringen. Es ist also noch nicht wie bei *Otomesostoma* und *Saccocirrus* ein gleichmäßiges Chromatinretikulum im Kern vorhanden. Aber dieser Unterschied ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Ovogenese bei *Dinophilus* komplizierter verläuft als die der beiden genannten Formen, im wesentlichen ist der Zeitpunkt der Besamung hier wie dort der gleiche.

In diesem Stadium tritt nun auch der bereits erwähnte Umschlag in der färberischen Reaktion der beiden Kernbestandteile, Nukleolus und Chromatinsubstanzen, ein. Wir hatten ausgeführt, daß sich bis zum Ende der Verschmelzungsperiode der Nukleolus mit saueren, die Chromosomen bzw. Karyosphären mit basischen Farben tingieren. Nur das Safranin macht insofern eine Ausnahme, als der Nukleolus auch zu ihm die meiste Zeit über starke Affinität zeigt. In Kernen auf dem Stadium der Fig. 27, 28 färben sich sowohl die Tetraden wie auch der Nukleolus mit Safranin außerordentlich intensiv. Auch bei Eisenhämatoxylinfärbung bleiben Tetraden und Nukleolus selbst bei starker Differenzierung — letzterer im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien — intensiv schwarz. Diese gesteigerte Färbbarkeit deutet wohl auf eine starke Aktivität der beiden Kernbestandteile hin. Mit der Auflockerung der Tetraden erfolgt der Umschlag in der färberischen Reaktion. Während die Chromosomen vom Stadium der Fig. 30 ab sauer reagieren, färben sich der Nukleolus oder die Nukleolen — neben dem großen Hauptnukleolus treten im wachsenden Ei (sowohl im Weibchen- wie im Männchenei) meist einer oder mehrere kleinere Nukleolen auf — nunmehr mit basischen Farbstoffen. Das späte Eintreten des Umschlages in der färberischen Reaktion der beiden Kernbestandteile in der Ovogenese von *Dinophilus* im Vergleich zu den von J ö r g e n s e n untersuchten Objekten ist jedenfalls auch in der Kompliziertheit des Eibildungsprozesses bei dieser Spezies begründet.

Ueber die Bildung der Reservesubstanzen der Eier habe ich keine Untersuchungen mit besonderen Färbungen angestellt; gerade im Hinblick auf den verschiedenen Bau der extranukleären Bestandteile der Weibchen- und Männcheneier erscheinen indessen derartige Untersuchungen als sehr wünschenswert.

Das Plasma der Oozyten am Ausgang der Verschmelzungsperiode ist gleichmäßig fein granuliert (Fig. 23). Auch in den jüngsten Eiern, die sich schon als männlich oder weiblich unterscheiden lassen, ist kein Unterschied in der Zusammensetzung des Plasmas zu bemerken; nur zeigt eben das Plasma des Weibcheneies ein wesentlich rascheres Wachstum als das des Männcheneies. Der Größenunterschied der beiden Eiersorten ist schon recht beträchtlich, wenn im Weibchenei die Dotterbildung beginnt (Fig. 33 auf Tafel IV). Bei *Saccocirrus* treten nach *Buchner* (1914) die ersten Dotterpartikelchen rings um den Kern auf. Bei *Dinophilus* ist das nicht der Fall, die ersten kleinen Dotterkügelchen erscheinen im ganzen Plasma des Weibcheneies verteilt. Im übrigen verläuft der Prozeß aber ganz ähnlich wie bei *Saccocirrus*. Hier wie dort liegen die kleinsten Granula in Flüssigkeitsbläschen, die sie, langsam heranwachsend, später fast vollständig ausfüllen. Während die zuerst aufgetretenen Dotterkügelchen größer und größer werden, erscheinen immer wieder neue kleine und kleinste Dotterpartikelchen, und so tritt das Plasma mehr und mehr zurück, während sich das ganze Weibchenei mit Dotterkugeln verschiedener Größe füllt (Fig. 34). — Die beiden Fig. 33 und 34 sind nach Eisenhämatoxylinpräparaten gezeichnet, die mit Eisenaalaun differenziert wurden; bei Salzsäurealkohol-Differenzierung (Fig. 35 und folg.) entfärbt sich der Dotter sehr rasch. — Im Männchenei setzt die Dotterbildung später ein; in dem in Fig. 33 wiedergegebenen Männchenei z. B. hat sie noch nicht begonnen. Es wird auch bei weitem nicht in dem Umfange Dotter gebildet wie im Weibchenei, sodann ist die Tingierbarkeit der Dotterkugeln wesentlich geringer. Im Männchenei, in dem die Dotterbildung beendet ist, und das seine definitive Größe erreicht hat (Fig. 34), überwiegt immer das Plasma ganz im Gegensatz zum Weibchenei die Dottersubstanzen an Masse beträchtlich.

Die Tetraden lockern sich während der Dotterbildung weiterhin auf (Fig. 30 und 31 sowie 33). Dabei ist häufig zu beobachten, daß die Chromosomenpaare zopfartig umeinandergewickelt sind. Die Auflockerung geht schließlich so weit, daß sich die einzelnen Tetraden nicht mehr unterscheiden lassen. In fertigen Weibchen- und Männcheneiern durchzieht ein feines Retikulum den ganzen Kern (Fig. 32 und Fig. 34 Weibchenei), in dem außer einem großen Nukleolus meist einer oder mehrere kleine liegen. Die Veränderungen im Kern gehen ebenso wie die im Plasma im Männchenei in der Regel

langsamer vor sich als im Weibchenei, im übrigen aber ist, von der Größe abgesehen, kein Unterschied zwischen den beiden Kernen zu bemerken (Fig. 34).

Ehe die Eier abgelegt werden, bildet sich in allen die erste Reifungsspindel aus. Hier geht meist das Männchenei dem Weibchenei etwas voran. So ist in Fig. 35 im Männchenei die erste Richtungsspindel bereits voll ausgebildet, die Chromosomen sind in der in der Schnittfläche liegenden Äquatorialplatte angeordnet, im Weibchenei hingegen ist das Keimbläschen erst im Begriffe, sich aufzulösen. In den Ovogonienmitosen habe ich vergeblich nach Plasmastrahlungen und Zentren gesucht, die Reifungsteilungen sind von kräftigen und ausgedehnten Plasmastrahlungen begleitet, ebenso sind Zentrosomen nachweisbar und bei geeigneter Färbung auch die Zentriolen in ihnen. Woher die Zentren stammen, ob sie unsichtbar vorhanden waren, ob sie aus Kern oder Plasma herrühren, oder ob sie de novo entstehen, vermag ich nicht zu sagen. Fig. 35 erweckt den Eindruck, als ob das große Zentrosom eben aus dem Kern austrete. Soviel aber ist sicher, daß es die Eizentrosomen sind, die während der Reifungsteilungen funktionieren; das Zentrosom des Spermakernes ist auf diesem Stadium noch vollkommen inaktiv. Wahrscheinlich ist ursprünglich nur ein Eizentrosom vorhanden, das sich in Fig. 35 offenbar gerade geteilt hat. Das eine Tochterzentrosom schickt sich gerade an, auf die gegenüberliegende Seite des Kernes zu wandern, während das andere bereits seine Wirksamkeit zu entfalten beginnt. Auffällig ist der Unterschied in der Größe der beiden Zentrosomen. Dieser bleibt auch fernerhin bestehen; das kleinere Zentrosom ist jenes, das beim Wandern der Spindel nach der Ablage des Eies an die Peripherie zu liegen kommt. Ähnliche Größendifferenzen der Eizentrosomen wurden von Goldschmidt (1905) und Gille (1914) bei Trematoden (*Zoogonus*, *Gyrodactylus*) und von Breßlau (1904) bei Turbellarien (*Mesostomum*) beobachtet.

Die Tetraden sind in dem Weibchenei der Fig. 35 dabei, sich wieder zu verdichten, die Kernmembran wird unter dem Einfluß des Zentrosoms gerade aufgelöst. Auch die Nukleolen verfallen mit Beginn der Reifungsteilungen der Auflösung, doch kann der Hauptnukleolus im Männchen- wie im Weibchenei ins Plasma übertreten und hier noch eine zeitlang als sogenannter „Metanukleolus“ — wie nach Obst (1899) bei *Limax* und nach Wheeler (1895, 1897) und Kostanekki (1898) bei *Myzostoma* — persistieren, um dann

resorbiert zu werden. In frühen Stadien bietet er leicht zu Verwechslungen mit dem eingedrungenen Spermatozoon Anlaß, das sich inzwischen in den männlichen Pronukleus umgewandelt und den Charakter eines Kernes mit großem Nukleolus angenommen hat (Fig. 35). Lage, Größe und Färbbarkeit lassen indessen meist doch eine sichere Entscheidung darüber zu, ob es sich um den männlichen Vorkern oder den Metanukleolus handelt. Der Metanukleolus liegt natürlich zunächst in der Nähe der Reifungsspindel, also im Zentrum des Eies, während der männliche Vorkern auf diesem Stadium meist noch am Rande liegt (Fig. 35). In den Männcheneiern ist allerdings infolge ihrer Kleinheit dieses Merkmal meist nicht sehr deutlich (Fig. 37). Was die Größe angeht, so übertrifft der männliche Vorkern den Metanukleolus bald ganz beträchtlich, und hinsichtlich der Färbbarkeit der beiden Gebilde ist zu sagen, daß der degenerierende Nukleolus diese fast vollständig eingebüßt hat, während der Nukleolus des männlichen Vorkernes sich mit sauren Farbstoffen tingiert; von den Chromosomen läßt sich im männlichen Pronukleus zunächst färberisch nichts nachweisen. Uebrigens sei noch bemerkt, daß der Vorkern eine deutliche Membran besitzt, der Metanukleolus hingegen ist von einem hellen Hof umgeben, eine Membran aber, die diesen gegen das Plasma abgrenzt, fehlt. Auffällig ist, daß auf dem in Fig. 35 im Weibchenei abgebildeten Stadium der Metanukleolus schon außerhalb des Kernes liegt, während doch die Kernmembran noch fast vollständig erhalten ist. Bei *Limax* und *Myzostoma* wird der Nukleolus erst durch die Auflösung der Kernmembran frei und gelangt so ins Plasma. Ob der Nukleolus in den Eiern von *Dinophilus* tatsächlich vor Auflösung der Kernmembran aktiv durch diese hindurchschlüpft, oder ob die in Fig. 35 wiedergegebenen Verhältnisse eine zufällige Erscheinung darstellen, vermag ich nicht zu sagen, da mir weitere Präparate von diesem Stadium nicht zu Gesicht gekommen sind. Jedenfalls aber ist die extranukleäre Lage des Nukleolus in dem in Fig. 35 gezeichneten Präparat kein Kunstprodukt, was man von den in v. Malsens Fig. 7 und 9 reproduzierten Verhältnissen sagen muß, die auf schlechte Fixierung und schlechte Schnitte hinweisen. v. Malsen gibt selbst zu, daß es ihm „nahezu unmöglich“ war, „fertige Oozyten oder abgelegte Eier in wirklich tadellose Schnitte zu zerlegen“.

Die fertige erste Reifungsspindel in den noch nicht abgelegten Eiern zeigen die Fig. 36 und 37. Die Zahl der Chromosomen bzw.

der Tetraden festzustellen, ist anfangs nicht leicht, da die Spindel zuerst sehr schmal ist und die Chromosomen sehr dicht beisammen liegen. Die Beobachtungen an älteren Eiern erlauben indessen, die Zahl der in die erste Reifungsteilung eintretenden Tetraden mit Sicherheit auf 10 zu bestimmen. Im Stadium der Metaphase verharret das Ei — das weibliche wie das männliche — bis zur Ablage, und zwar bleibt die Spindel immer im Zentrum liegen. Eier, deren Reifungsspindel sich im Stadium der Metaphase befindet, können anscheinend noch längere Zeit im Körperinnern zurückbehalten werden, wenigstens findet man Weibchen mit Eiern und erster Reifungsspindel sehr häufig. Um so merkwürdiger ist es, daß v. Malsen nur „ein einziges Mal in einem Ovarialei eine Richtungsspindel fand“.

Sobald die Eier abgelegt sind, nimmt die Reifung ihren Fortgang. Die Reifungsspindel rückt zunächst an die Oberfläche des Eies (Fig. 38). Dabei verbreitert sie sich etwas, die Tetraden rücken weiter auseinander und können leichter gezählt werden. Es sind 10, jede Tetrade hat die Form einer Doppelkugel. Die gegen die Peripherie zu liegende Strahlung wird während der Wanderung der Spindel an die Eioberfläche rückgebildet, ebenso verschwindet das äußere, kleinere Zentrosom. Ob es mit in den ersten Richtungskörper hineingerät, wie z. B. bei *Gyrodactylus* (Gille 1914), ließ sich nicht nachweisen, da es eben vorher unsichtbar wird. Erst wenn die Spindel an der Peripherie angelangt ist, werden die Tetraden halbiert. Im Stadium der späten Anaphase (Fig. 39 und 40) läßt sich die Zahl der Chromosomen mit Leichtigkeit ermitteln. Zehn Chromosomen (Dyaden) kommen in den ersten Richtungskörper, zehn bleiben im Ei. Die Chromosomen sind — in der Anaphase ebenso wie bereits vorher in der Metaphase — auf der Peripherie eines Kreises angeordnet, Größenunterschiede zwischen den einzelnen Elementen fehlen. Der Richtungskörper schnürt sich als kleine Plasmaknospe mit den Chromosomen vom Ei ab (Fig. 40), wobei die Spindelfasern zusammengedrückt werden und so einen Ring um eine schmale Plasmabrücke bilden, die die letzte Verbindung des Richtungskörpers mit dem Ei darstellt. Auch diese Verbindung schwindet schließlich, der Richtungskörper liegt dann auf dem Ei, zwischen diesem und der (in den Fig. der Tafeln IV und V nicht eingezeichneten) Dotterhaut.

Die im Ei zurückbleibenden Chromosomen ordnen sich nicht gleich in der Äquatorialplatte der zweiten Reifungsspindel an, sondern zwischen beide Teilungen ist ein, wenn auch nur kurzes,

Ruhestadium eingeschoben. Die Bildung eines einheitlichen Kernes unterbleibt jedoch. Indem die Chromosomen aufquellen, etwas auseinanderdrücken und einen hellen Hof um sich bilden, der durch eine Membran vom Plasma getrennt wird, entstehen so viele kleine Kernechen, Karyomeriten, wie Chromosomen vorhanden sind, also 10 (Fig. 41), ein Vorgang, wie er bei Trematoden und Turbellarien häufig beschrieben worden ist. Die Karyomeriten wachsen heran, die einen rascher, die andern langsamer, wandern ein wenig von der Eioberfläche gegen das Zentrum des Eies zu, behalten aber wie vorher die Chromosomen ihre kranzförmige Anordnung bei. Eine Verschmelzung einzelner Karyomeriten, wie man sie nach der Reifung gelegentlich beobachtet, findet zwischen den beiden Reifungsteilungen nicht statt. Der Spermakern hat inzwischen seine Umwandlung in den männlichen Vorkern beendet und liegt als großer einheitlicher Kern ungefähr im Zentrum des Eies (Fig. 41). Er enthält mehrere Nukleolen, nach und nach wird ein feines achromatisches Kernnetz sichtbar. Umgeben ist der männliche Pronukleus von einer Plasmastrahlung, die mit dem Fortschreiten des Reifungsprozesses an Deutlichkeit und Umfang zunimmt.

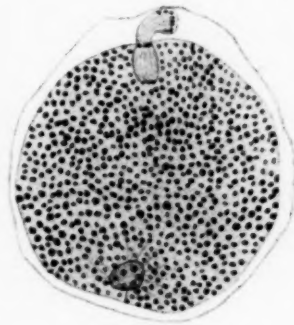
Das Ruhestadium zwischen erster und zweiter Reifungsteilung ist nur von kurzer Dauer. Die Karyomeriten werden bald wieder aufgelöst und bilden sich wieder in Chromosomen um, eine neue Spindel entsteht, von deren beiden Polen wieder deutliche Strahlungen ausgehen (Tafel V Fig. 46). Das größere, im Ei zurückgebliebene Zentrosom hat sich also anscheinend wieder geteilt. Leider sind die Einzelheiten des Verhaltens der Zentrosomen sehr schwer zu ermitteln, da während der Mitosen ein deutlich gegen das Zytoplasma abgesetztes Zentroplasma nicht vorhanden ist und die Zentriolen bei ihrer Kleinheit meist nur in überfärbten Eisenhämatoxylinpräparaten sichtbar sind. Die zweite Reifungsspindel, die wie die erste anfangs gegen die Mitte des Eies zu liegt, rückt wieder an die Oberfläche, auf den ersten Richtungskörper zu. Die 10 Dyaden, die wieder auf der Peripherie eines Kreises liegen, teilen sich, und es wird nunmehr in ganz ähnlicher Weise wie bei der ersten Reifungsteilung der zweite Richtungskörper abgeschnürt, der dann unmittelbar neben dem ersten liegt (Fig. 42 und 47). Der erste Richtungskörper teilt sich kurz nach Abschnürung des zweiten nochmals (Fig. 43, 44 und 48), der Inhalt beider wird aber sehr bald völlig achromatisch.

Die im Ei zurückbleibenden 10 Chromosomen quellen wieder wie nach der ersten Reifungsteilung auf, rücken auseinander und bilden 10 Karyomeriten (Fig. 42 und 43; in beiden Fig. sind nicht alle Karyomeriten auf dem Schnitt getroffen). Es sei übrigens darauf hingewiesen, daß wir auch hier wieder ein Beispiel für „nukleolusartige Bildungen“ haben, die nichts mit echten Nukleolen zu tun haben. Ebenso ist es bei den Trematoden und Turbellarien mit der Karyomeritenbildung. Zu sagen, die Chromosomen wandeln sich hier in Nukleolen um, ist ebenso falsch wie die umgekehrte Behauptung, daß die Chromosomen aus Nukleolen hervorgehen. Das Aussehen der Chromosomen, die Lage jedes einzelnen innerhalb eines eigenen Kernchens täuscht lediglich „Nukleolen“ vor. Anders in dem einheitlichen männlichen Vorkern. Hier sind einer oder mehrere echte Plastinnukleolen neben einem beim weiteren Wachstum des Kernes immer deutlicher werdenden, zunächst achromatischen Retikulum vorhanden (Fig. 42 und folg.). Die zuerst gleich großen (Fig. 47) Karyomeriten wachsen sehr rasch, jedoch verschieden schnell. Vielleicht ist dieses verschiedene Wachstum der Karyomeriten lediglich auf ihre Lage zurückzuführen. Es zeigt sich nämlich, daß in der Regel die in der Mitte liegenden Karyomeriten, die durch die andern in ihrem Wachstum behindert werden, klein bleiben (Fig. 43 und 44). Ab und zu können anscheinend auch einzelne Karyomeriten miteinander verschmelzen, doch kommen derartige Verschmelzungen wohl nicht häufig vor, denn in der großen Mehrzahl der Fälle vermindert sich die Zahl der Karyomeriten des weiblichen Pronukleus bis zur Vereinigung mit dem männlichen Pronukleus nicht.

Der männliche Vorkern erwartet die Karyomeriten des weiblichen im Zentrum des Eies. In Fig. 43 haben sie ihre Wanderung ins Eiinnere begonnen, die Fig. 44 und 48 zeigen die Vereinigung. Der männliche Pronukleus entfaltet in der letzten Periode vor der Vereinigung noch ein starkes Wachstum und ist immer wesentlich größer als selbst die größten Karyomeriten, daher auch nach der Kopulation der Pronuklei immer noch leicht zu erkennen. Niemals zerfällt auch er in Karyomeriten, und dadurch unterscheidet sich *Dinophilus* von den genannten Turbellarien und Trematoden. Ob eine Verschmelzung der Vorkerne bzw. des männlichen mit den Karyomeriten des weiblichen stattfindet, vermag ich nicht anzugeben, da mir leider Uebergänge zur ersten Furchungsspindel fehlen. Ich halte indessen eine Verschmelzung für sehr unwahrscheinlich,

da ich die Kopulation der Pronuklei ohne Verschmelzung vielfach beobachten konnte.

Die Angaben Shearers über die Eireifung bei *Dinophilus* mit unseren Beobachtungen zu vergleichen, erachte ich bei der Lückenhaftigkeit und Unklarheit, die die Shearer'sche Darstellung kennzeichnen, für überflüssig. Nur auf einen Punkt sei hier hingewiesen. Einen männlichen Vorkern kann Shearer in den reifenden Eiern natürlich nicht brauchen, nicht in dem schon vor der Reifung „befruchteten“ Weibchenei und erst recht nicht in dem „unbefruchteten“ Männchenei. Nun wäre es aber mehr als sonderbar, wenn ihm, speziell in den dotterarmen Männcheneiern — Shearer hat in die Männcheneier viel zu viel Dotter eingezeichnet bzw. einzeichnen lassen —, der Spermakern bzw. der männliche Vorkern entgangen wäre, und er ist ihm auch tatsächlich nicht entgangen. In drei reifenden Männcheneiern, in seinen Fig. 38, 39 und 45 — ich gebe die eine in Textfig. 4 wieder —, hat er ihn abgebildet und als — „problematic body“ bezeichnet! Ob es sich in dem einen oder anderen Falle nicht um den männlichen Vorkern, sondern um den Metanukleolus handelt, könnte mit Sicherheit natürlich nur ein genaues Studium der Präparate erweisen, immerhin glaube ich aus den oben angeführten Gründen annehmen zu dürfen, daß es sich in den Abbildungen Shearers tatsächlich um männliche Vorkerne handelt. Was speziell die in Textfig. 4 reproduzierte Abbildung anbelangt, so kann hier die wahre Natur des „problematic body“ schon deshalb nicht zweifelhaft sein, weil Shearer selbst den Beginn der Plasmastrahlung eingezeichnet hat (ohne ein Wort darüber zu sagen!), die natürlich um den Metanukleolus nie auftritt. Shearer hat aber auch die Kopulation der Pronuklei im Männchenei dargestellt, wie unsere Textfig. 5 (s. n. S., Shearers Fig. 43) zeigt. Diese demonstriert sogar ganz vorzüglich den Unterschied zwischen dem männlichen Vorkern und den Karyomeriten des weiblichen. Den männlichen Vorkern durchzieht ein feines Retikulum, das den Karyomeriten



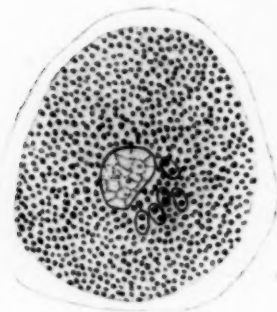
Textfigur 4.

Männchenei von *Dinophilus gyrotiliatus*. Bildung des ersten Richtungkörpers, Pronukleus mit Plasmastrahlung, Shearers „problematic body“. (Nach Shearer).

fehlt. Daß Shearer immer zwei Chromosomen in einem Karyomeriten vereinigt zeichnet, hat wohl seine Ursache in einem Beobachtungsfehler. Ganz unverständlich ist die Erklärung, die Shearer zu seiner Fig. 43 (unsere Textfig. 5) gibt: „Männchenei mit Anaphase der zweiten Reifungsteilung.“ Er wußte also überhaupt nicht, was er vor sich hatte. Im Weibchenei soll der „problematic body“ fehlen. Die Vereinigung der Vorkerne hat Shearer aber auch hier gesehen, denn in seiner Fig. 56 z. B. kann es sich in den großen Kernen der beiden Weibcheneier wohl nur um die männlichen Pronuklei handeln. Daß Shearer seine Präparate so ganz und gar miß-

deutet hat, ist um so unverständlicher, als Nelson in seiner ersten Arbeit (1904) bereits zwei ganz richtige Skizzen von der Eireifung und Befruchtung bei *Dinophilus* gegeben und bei Wertigkeit der verschiedenen Teile vollständig richtig erkannt hat.

Am Schlusse unserer Darstellung der Eireifung und Befruchtung bei *Dinophilus* sei nochmals ausdrücklich betont, daß im Weibchen- und im Männchenei — auch die Abbildungen demonstrieren das ja zur Genüge — die gesamten Prozesse völlig in der gleichen Weise verlaufen, nur ist das Männchen-



Textfigur 5.

Männchenei von *Dinophilus gyro-ciliatus*, Kopulation der Pronuklei, nach Shearer „Anaphase der zweiten Reifungsteilung“.
(Nach Shearer).

ei in der Entwicklung meistens ein wenig zurück.

7. Die ersten Furchungsteilungen.

Ehe wir den Verlauf der ersten Furchungsteilungen in Weibchen- und Männchenei schildern, sei noch die Frage der Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel einer Besprechung unterzogen. Schon in meiner Bienenarbeit (1913) bin ich der Ansicht Kostaneckis (1906) entgegengetreten, daß „im befruchteten Ei sämtlicher Metazoen die Zentriolen der ersten Furchungsspindel die direkten Abkömmlinge des vom Spermatozoon eingeführten Zentriols sind.“ Die von dieser Regel statuierten Ausnahmen sollen sich nach Kostanecki bei genauerer Prüfung als unhaltbar erweisen. Schon damals lagen indessen genug Beobachtungen

vor, die die Richtigkeit dieser zuerst von Boveri (1887) vertretenen Ansicht Kostaneckis sehr in Frage stellten, auch meine Beobachtungen am Bienenei sprachen dagegen, und inzwischen hat sich ihre Zahl noch beträchtlich vergrößert. Man kann heute sagen, daß zwar in sehr vielen Fällen die Teilungszentren der ersten Furchungsspindel vom Spermatozoön stammen, eine Regel oder gar ein Gesetz, wie Boveri ursprünglich meinte, ist das aber durchaus nicht. Boveri (1915), der, wie er ausdrücklich betont, in der Frage der Herkunft der Furchungszentren niemals einen so exklusiven Standpunkt eingenommen hat wie Kostanecki, erachtet durch meine Untersuchungen — mehr als ich es selbst getan hatte — den Beweis für erbracht, daß auch die Furchungszentren des befruchteten Bieneneies — für die des unbefruchteten bleibt ja gar keine andere Möglichkeit — dem Ei entstammen. Ob dabei die alten Eizentrosomen erhalten bleiben — ähnlich wie nach den schönen Untersuchungen von Müller-Calé (1913) im parthenogenetischen Ei von Cypris, wo die Zentrosomen des Oozytenkernes während der Reifungsteilungen abseits liegen, um nachher, bei der ersten Furchungsteilung, wieder in Tätigkeit zu treten —, oder ob das Ei vollständig neue Zentrosomen bildet, ist eine Frage für sich. Ein sehr schönes Beispiel für Erhaltenbleiben des Eizentrosoms ist nach den Untersuchungen von Gille (1914) Gyrodactylus. Im gesamten Ei dieses Trematoden ist weder ein Spermazentrosom noch eine Spermastrahlung vorhanden, und es läßt sich einwandfrei zeigen, daß die Zentrosomen der ersten Furchungsspindel aus dem großen Eizentrosom ihren Ursprung nehmen. Es ist nun aber noch ein dritter Fall denkbar: das eine der beiden Furchungszentren kann vom Spermatozoön, das andere vom Ei stammen. So ist es nach Conklin's Angaben (1901, 1902) bei Crepidula. Und aus Dispermieexperimenten Schaxels (1913) mit Aricia erschließt Boveri (1915), daß bei diesem Wurm ebenfalls jeder Gamet ein Zytozentrum zur Zygote beisteuert.

Auch bei Dinophilus ist meiner Ansicht nach dieser letzte Fall gegeben. Den lückenlosen Beweis vermag ich zwar infolge der Ungunst des Objektes nicht zu erbringen, aber ich glaube doch immerhin auf Grund meiner Beobachtungen als das Wahrscheinlichste bezeichnen zu dürfen, daß Ei und Spermatozoon je ein Zentrosom für die erste Furchungsspindel liefern. Wir haben ausgeführt, daß zu Beginn der Eireifung, wenn sich der Kern auflöst, zwei Zentren von

ungleicher Größe an ihm auftreten (Fig. 35). Diese beiden Zentren, die wahrscheinlich kurz vorher aus einem entstehen, nehmen die Pole der ersten Reifungsspindel ein, das große den Ei-, das kleine den Richtungskörperpol. Die zweite Reifungsspindel ist wieder ebenso gebaut wie die erste, wieder bleibt das größere Zentrosom im Ei, und dieses wandert nun, umgeben von einer kräftigen Strahlung, zusammen mit den Karyomeriten des weiblichen Vorkernes dem männlichen Vorkerne entgegen. Da das Zentroplasma, wie ich schon sagte, während der Reifungsteilungen nicht scharf gegen das Zytoplasma abgesetzt ist, lassen sich die Zentren allerdings nicht immer leicht nachweisen, vorhanden aber sind wenigstens die Zentriolen immer. Das Zytozentrum des Spermakernes ist während der Reifung des Eies ebenfalls aktiv geworden, und wenn die Vorkerne kopulieren (Fig. 44), tritt das Spermazentrosom — ich vermag die Präparate nicht anders zu deuten — an den einen, das Eizentrosom an den anderen Spindelpol. Die Zentriolen beider Pole sind gleich gebaut — in Fig. 44 wie in Fig. 45 haben sich beide schon verdoppelt —, ausgeprägte Zentrosomen fehlen, die Strahlungen aber, die von beiden Zentren ausgehen, sind in der Größe deutlich verschieden. Diese Verschiedenheit ist nicht etwa ein Zufall oder auf die Schnittführung zurückzuführen, sondern sie tritt ganz konstant in der ersten Furchungsspindel auf. Ich möchte annehmen, daß sie in einer verschieden starken Kraftentfaltung der Zentren ihre Ursache hat. Nun ist schon vor der Kopulation der Pronuklei festzustellen, daß die vom Eizentrum ausgehende Strahlung stärker ist als die des Spermazentrums, und so ist es sehr wahrscheinlich, daß die größere Strahlung der ersten Furchungsspindel ebenfalls vom Eizentrosom, die kleinere aber vom Spermazentrosom ausgeht.

Diese „Heterozentrie“ (Goldschmidt 1905) ist noch in anderer Hinsicht von wesentlicher Bedeutung. Ebenso wie bei *Zoogonus* (Goldschmidt 1905) ist sie die Ursache der inäqualen Teilung des *Dinophilus*-Eies. Obwohl die beiden *Dinophilus*-Eier, Weibchen- und Männchenei, vom Kern abgesehen so ganz verschieden gebaut sind, obwohl das eine außerordentlich dotterreich ist, das andere sehr dotterarm, fast dotterfrei, furchen sich doch beide in ganz der gleichen Weise: beide werden durch die erste Furchungsteilung in zwei sehr ungleiche Hälften zerlegt (Fig. 49 und 51), und das, obwohl im Weibchen- wie im Männchenei die Dottersubstanzen ganz gleichmäßig im ganzen Ei verteilt sind. Die totale inäquale

Teilung ist hier also lediglich auf die heterodynamischen Zentren zurückzuführen.

Im übrigen haben wir über die ersten Furchungsteilungen nur noch wenig zu sagen. In den Äquatorialplatten der Furchungsmitosen (Fig. 45) bietet die Feststellung der Chromosomenzahl Schwierigkeiten. Unschwer aber kann die Zahl bestimmt werden, wenn die Tochterchromosomen an die Pole gewandert sind und sich aus ihnen ebensoviele Karyomeriten gebildet haben (Fig. 50): immer sind 20 Karyomeriten — anfangs wenigstens — vorhanden, 20 ist die somatische Chromosomenzahl. Die Karyomeriten wachsen heran, verschmelzen teilweise (Fig. 49 und 51), doch habe ich auch während der Furchung nie einheitliche Kerne gefunden. Ein Unterschied im Verhalten der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bzw. Karyomeriten ist während der Furchung nicht vorhanden. Bei der Zelldurchschnürung kommen durch Zusammenziehung der Spindelfasern ähnliche Ringbildungen zustande (Fig. 51) wie schon bei Abschnürung der Richtungskörper. Diese werden übrigens im Laufe der Furchung früher oder später von einer der Blastomeren aufgenommen (Fig. 51) und resorbiert.

Bei der zweiten Furchungsteilung ist die größere Blastomere der kleineren immer etwas voraus (Fig. 52). Dieselbe Beobachtung machte auch Nelson (1904) bei *Dinophilus conklini*, während Korschelt (1882), Schimkewitsch (1895) und Prowazek (1900) auffälligerweise das Umgekehrte gefunden haben.

Experimentelle Untersuchungen.

8. Das Geschlechtsverhältnis in den Normalkulturen.

Alle Untersucher, die sich bisher mit *Dinophilus* experimentell beschäftigt haben, fanden in ihren Kulturen ein bestimmtes Geschlechtsverhältnis, d. h. Männchen- und Weibcheneier traten in ganz bestimmten Zahlenverhältnissen auf. Dieses Geschlechtsverhältnis ist nun aber bei den verschiedenen Untersuchern durchaus nicht immer das gleiche. „Die Zahl der Männchen“, sagt Korschelt (1882), „verhält sich, den abgelegten Eiern nach zu urteilen, zu der der Weibchen wie 1:2. Es finden sich immer ungefähr doppelt so viel weibliche als männliche Eier in jeder Kapsel.“ In Prowazeks (1900) Kulturen scheint das Verhältnis der Männchen zu den Weibchen wesentlich günstiger für die Männchen

gewesen zu sein; wenn er auch bestimmte Angaben nicht macht, so glaube ich das doch aus seinen Worten schließen zu können: „Oft werden mehrere Eier zu einer Gruppe vereinigt auf abgestorbenen Meersalatfetzen abgelegt, meist sind aber nur zwei — ein männliches und ein weibliches Ei — in zweckmäßiger Weise miteinander verbunden.“ Das Geschlechtsverhältnis wäre also ungefähr wie 1:1. Nelson (1904) zählte in 50 Kokons 214 Eier, und zwar 79 Männcheneier und 135 Weibcheneier. Das entspricht einem Geschlechtsverhältnis von 1 ♂ : 1,71 ♀♀. v. Malsen (1906) hinwiederum gibt die Zahl der Weibchen in seinen „Normalkulturen“, d. h. in seinen Kulturen bei Zimmertemperatur (19° C), als beträchtlich höher an. Er zählte in 202 Gelegen insgesamt 1140 Eier, und zwar 327 Männcheneier und 813 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,4 ♀♀. Ausführlichere Angaben über das Verhältnis der Männchen- zu den Weibcheneiern macht Shearer (1912). Er wandte seine besondere Aufmerksamkeit der Frage zu, ob sich das Geschlechtsverhältnis im Verlaufe eines Jahres ändert. 10 Kokons, die er im Frühjahr durchmusterte, enthielten 76 Eier, 20 Männchen- und 56 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,8 ♀♀. Im Sommer enthielten 10 Kokons 79 Eier, 22 Männchen- und 57 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,59 ♀♀. Im Herbst fand er in 10 Kokons 78 Eier, 23 Männchen- und 55 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,39 ♀♀. Im Winter fand er in 10 Kokons 61 Eier, 18 Männchen- und 43 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,39 ♀♀. Die Schwankungen des Geschlechtsverhältnisses im Laufe des Jahres sind somit kaum nennenswert, und es wären die Unterschiede wohl noch geringer, wenn Shearer eine größere Zahl von Kokons untersucht hätte. „The two kinds of eggs, male and female“, so sagt er, „are laid together in a fairly constant ratio of a little more than two female eggs to one male, and this ratio does not appreciably change during the different seasons of the year.“ Nach Shearers Angaben war das Geschlechtsverhältnis in seinen Kulturen im Durchschnitt: 1 ♂ : 2,54 ♀♀.

Der Uebersichtlichkeit halber stellen wir die Resultate der einzelnen Untersucher hier nochmals zusammen. Das Geschlechtsverhältnis war nach den Untersuchungen von:

Prowazek	♂ : ♀ = 1 : 1
Nelson	♂ : ♀ = 1 : 1,71

Korschelt	♂ : ♀ = 1 : 2
v. Malsen	♂ : ♀ = 1 : 2,4
Shearer	♂ : ♀ = 1 : 2,54

Vergleichen wir damit unsere eigenen Beobachtungen über das Geschlechtsverhältnis in Normalkulturen, und zwar werden wir, um einen exakten Vergleich mit den obigen Angaben zu ermöglichen, im folgenden zunächst nur die Ergebnisse an Massenkulturen angeben. Die Beobachtungen über das Verhältnis der Männcheneier zu den Weibcheneiern bei einzelnen Weibchen enthält das nächste Kapitel. Die Normalkulturen wurden dauernd bei „Zimmertemperatur“ gehalten, d. h. die Temperatur ihrer Umgebung betrug ständig, im Sommer wie im Winter, etwa 18° C. Geringe Schwankungen kamen vor, doch sank die Temperatur nicht unter 16° und stieg nicht über 20°; im Sommer wurden die Kulturen in entsprechend kühlen Räumen untergebracht. Die Art und Weise, wie das Geschlechtsverhältnis in den Massenkulturen ermittelt wurde, habe ich bereits angegeben. Es wurde dabei die Tendenz der Weibchen ausgenutzt, ihre Eier am Wasserspiegel abzusetzen. Läßt man auf den Wasserspiegel, an dem zahlreiche Kokons schwimmen, ein Deckgläschen fallen, so haften die Kokons an diesem, man kann sie mit ihm abheben, fixieren, färben und dann die Totalpräparate mit starker Vergrößerung genau durchmustern. Im Gegensatz zu der völlig unzureichenden Methode v. Malsens (vgl. S. 27) läßt sich auf diese Weise das Geschlechtsverhältnis auch in den Massenkulturen vollkommen exakt feststellen. Ueberdies bietet die Methode den Vorteil, daß man eventuelle Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses in einer Kultur oder Verschiedenheiten in verschiedenen Kulturen im Präparat festhalten und jederzeit nachprüfen und demonstrieren kann.

Am 6. Juni wurde einer Normalkultur, die etwa 8 Tage vorher angesetzt worden war, und deren Inhalt dem großen Seewasserballon des Münchener Zoologischen Instituts entstammte, eine größere Anzahl Kokons auf die oben beschriebene Weise entnommen. Die zahlreichen Weibchen hatten in den 8 Tagen bereits eine sehr große Zahl von Kokons abgesetzt. Von den fixierten Kokons enthielten 100 Kokons insgesamt 206 Eier bzw. Embryonen. Im einzelnen verteilten sich diese 206 Individuen auf die 100 Kokons folgendermaßen. Es enthielten:

84 Kokons	1 ♂ + 1 ♀	=	84 ♂♂ + 84 ♀♀
11 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	11 ♂♂ + 22 ♀♀
5 „	+ 1 ♀	=	5 ♀♀

$$100 \text{ Kokons} \dots\dots\dots = 95 \text{ ♂♂} + 111 \text{ ♀♀}$$

Das Geschlechtsverhältnis war in dieser Kultur also:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 1,17.$$

Dieses Resultat ist für die Männchen, wenn wir es mit den Resultaten der früh ren Untersucher vergleichen, sehr günstig. Die Zahl der Männchen ist nur wenig geringer als die der Weibchen, eine Beobachtung, die bisher nur Pro w a z e k in seinen Kulturen machen konnte.

Nach 8 Tagen wurde der gleichen Kultur abermals eine größere Anzahl Kokons entnommen. 100 Kokons wiesen insgesamt 205 Eier bzw. Embryonen auf, und zwar enthielten:

90 Kokons	1 ♂ + 1 ♀	=	90 ♂♂ + 90 ♀♀
6 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	6 ♂♂ + 12 ♀♀
3 „	1 ♀	=	+ 3 ♀♀
1 „	2 ♂♂ + 2 ♀♀	=	2 ♂♂ + 2 ♀♀

$$100 \text{ Kokons} \dots\dots\dots = 98 \text{ ♂♂} + 107 \text{ ♀♀}$$

Das Geschlechtsverhältnis war dieses Mal:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 1,09,$$

also noch ein wenig günstiger für die Männchen. Der Unterschied ist indessen so minimal, daß er kaum ins Gewicht fällt. Auch fernerhin konnten in dieser Kultur nennenswerte Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses nicht konstatiert werden, die Zahl der Weibchen überwog die Zahl der Männchen immer nur um ein geringes.

Aus einer anderen Normalkultur, deren Inhalt ebenfalls dem großen Seewasserballon entstammte, wurden am 9. Juni, 10 Tage nach dem Ansetzen der Kultur, zahlreiche Kokons fixiert. In 100 Kokons fanden sich insgesamt 237 Eier bzw. Embryonen, und zwar enthielten:

64 Kokons	1 ♂ + 1 ♀	=	64 ♂♂ + 64 ♀♀
27 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	27 ♂♂ + 54 ♀♀
3 „	2 ♂♂ + 2 ♀♀	=	6 ♂♂ + 6 ♀♀
2 „	1 ♀	=	2 ♀♀
2 „	2 ♂♂ + 1 ♀	=	4 ♂♂ + 2 ♀♀
2 „	1 ♂ + 3 ♀♀	=	2 ♂♂ + 6 ♀♀

$$100 \text{ Kokons} \dots\dots\dots = 103 \text{ ♂♂} + 134 \text{ ♀♀}$$

Das Geschlechtsverhältnis ist mithin:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,3.$$

Im Vergleich mit der vorhergehenden Kultur ist ein etwas stärkeres Ueberwiegen der Weibchen zu konstatieren, doch sind die Unterschiede gering. Ebenso wenig wie bei der vorhergehenden Kultur konnte bei dieser eine Aenderung des Geschlechtsverhältnisses im Laufe der Zeit festgestellt werden, und ganz ähnlich verhielten sich die sämtlichen Normalkulturen, die sich von dem Seewasserballon des Münchener Instituts herleiteten. Niemals beobachtete ich in diesen Kulturen ein so starkes Ueberwiegen der weiblichen Geburten wie Korschelt, v. Malsen und Shearer in den ihrigen. Meine Resultate an diesen Kulturen stehen zwischen denen von Prowazek und Nelson.

Zu einem anderen Ergebnis aber führten die Untersuchungen, die an Material ausgeführt wurden, das nicht aus dem Münchener Seewasserballon stammte. Mitte Juni setzte ich in Freiburg eine Kultur an, deren Weibchen ich einem mittelgroßen Seewasser-aquarium des dortigen Zoologischen Instituts entnommen hatte. Ebenso wie das Wasser aus dem Münchener Seewasserballon war auch der Inhalt des Freiburger Aquariums wahrscheinlich aus der Adria (Rovigno bzw. Triest; siehe auch Kapitel 1 über die Herkunft des Materials). Die Kultur entwickelte sich in kurzer Zeit sehr gut, und am 6. Juli fixierte ich eine größere Anzahl Kokons. In 100 Kokons zählte ich insgesamt 298 Eier bzw. Embryonen, und zwar enthielten:

44 Kokons	1 ♂ + 2 ♀♀	=	44 ♂♂ + 88 ♀♀
24 „	1 ♂ + 1 ♀	=	24 ♂♂ + 24 ♀♀
7 „	1 ♀	=	7 ♀♀
6 „	2 ♂♂ + 3 ♀♀	=	12 ♂♂ + 18 ♀♀
5 „	1 ♂ + 3 ♀♀	=	5 ♂♂ + 15 ♀♀
3 „	2 ♂♂ + 2 ♀♀	=	6 ♂♂ + 6 ♀♀
3 „	2 ♀♀	=	6 ♀♀
2 „	2 ♂♂ + 1 ♀	=	4 ♂♂ + 2 ♀♀
2 „	2 ♂♂ + 4 ♀♀	=	4 ♂♂ + 8 ♀♀
2 „	3 ♂♂ + 4 ♀♀	=	6 ♂♂ + 8 ♀♀
1 „	3 ♂♂ + 3 ♀♀	=	3 ♂♂ + 3 ♀♀
1 „	1 ♂ + 4 ♀♀	=	1 ♂ + 4 ♀♀
100 Kokons		=	109 ♂♂ + 189 ♀♀

Das Geschlechtsverhältnis war also in dieser Kultur:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 1,73.$$

Das bedeutet gegenüber meinen bisher besprochenen Kulturen ein stärkeres Ueberwiegen der weiblichen Individuen, hier 1,73, dort 1,09—1,3 auf 1 Männchen. Auch in dieser Kultur ist zwar die relative Zahl der weiblichen Geburten nicht so groß wie in den Kulturen Korschelts, v. Malsens und Shearers, aber das Resultat steht dieses Mal zwischen denen von Nelson und Korschelt. Wenn man berücksichtigt, daß Korschelt das Geschlechtsverhältnis nicht an einer größeren Zahl von Kokons berechnet, sondern ungefähr angegeben und wahrscheinlich dabei die relative Zahl der Männcheneier etwas unterschätzt hat, so kann man wohl sagen, daß das Geschlechtsverhältnis in meiner Freiburger Kultur ungefähr das gleiche war wie in den Kulturen Korschelts und Nelsons. Auch in der Freiburger Kultur blieb das Geschlechtsverhältnis konstant.

Noch mehr als der Unterschied im Geschlechtsverhältnis fällt aber die Differenz in der Gesamtzahl der Eier in 100 Kokons in den Münchener Kulturen einerseits und der Freiburger Kultur andererseits in die Augen. Während dort 100 Kokons insgesamt 206 bzw. 205 bzw. 237 Individuen aufwiesen, fanden sich hier in 100 Kokons 298 Individuen, d. h. also in dem einen Falle kamen 2,05—2,37 Eier auf einen Kokon, in dem anderen Falle 2,98. Aus den vorliegenden Angaben der früheren Untersucher läßt sich ersehen, daß ebenso wie das Geschlechtsverhältnis auch die Größe der Gelege in den verschiedenen Kulturen sehr verschieden war. Korschelt gibt an: „Die Zahl der in einer Kapsel befindlichen Eier ist sehr verschieden, meist sind nur zwei weibliche und ein männliches Ei in ihr vorhanden, doch fand ich auch solche Kapseln, die bis zu 8 großen und mehrere kleine Eier enthielten“. Prowazeks Bemerkung, daß „meist nur zwei — ein männliches und ein weibliches Ei — in zweckmäßiger Weise miteinander verbunden sind“, habe ich bereits erwähnt. Nach Nelson kommen 3—7 Eier auf einen Kokon. v. Malsen äußert sich folgendermaßen: „Gelege von 5—6 Eiern bilden die Regel. Häufig finden sich solche mit einem männlichen und zwei weiblichen Eiern. Gelege mit 10 bis 14 Eiern kommen öfter vor. Es ist also in der Größe der Gelege schon von Natur aus eine große Variationsbreite vorhanden. Das Verhältnis der Geschlechter im einzelnen Gelege ist geringen Schwan-

kungen unterworfen, im allgemeinen aber ziemlich konstant.“ In Shearers Kulturen zeigten die Weibchen die Tendenz zur Bildung sehr großer Kokons. Er beobachtete wiederholt Kokons mit 14 Eiern, nie hingegen solche mit weniger als 3 Eiern. In der folgenden Tabelle sind die Resultate sämtlicher Untersucher zusammengestellt.

Geschlechts- verhältnis		Durchschnittliche Größe der Kokons	
Prowazek	♂ : ♀ = 1 : 1	1 ♂ + 1 ♀ = 2	Eier
Nachtsheim	♂ : ♀ = 1 : 1,17	0,95 ♂ + 1,11 ♀ = 2,06	„
(München)	♂ : ♀ = 1 : 1,09	0,98 ♂ + 1,07 ♀ = 2,05	„
	♂ : ♀ = 1 : 1,3	1,03 ♂♂ + 1,34 ♀♀ = 2,37	„
Nelson . . .	♂ : ♀ = 1 : 1,71	1,58 ♂♂ + 2,7 ♀♀ = 4,28	„
Nachtsheim	♂ : ♀ = 1 : 1,73	1,09 ♂♂ + 1,89 ♀♀ = 2,98	„
(Freiburg)			
Korschelt	♂ : ♀ = 1 : 2	1 ♂ + 2 ♀♀ = 3	„
v. Malsen	♂ : ♀ = 1 : 2,4	1,62 ♂♂ + 4,02 ♀♀ = 5,64	„
Shearer			
Frühjahr	♂ : ♀ = 1 : 2,8	2 ♂♂ + 5,6 ♀♀ = 7,6	„
Sommer	♂ : ♀ = 1 : 2,59	2,2 ♂♂ + 5,7 ♀♀ = 7,9	„
Herbst	♂ : ♀ = 1 : 2,39	2,3 ♂♂ + 5,5 ♀♀ = 7,8	„
Winter	♂ : ♀ = 1 : 2,39	1,8 ♂♂ + 4,3 ♀♀ = 6,1	„

Geschlechtsverhältnis und Größe der Gelege bei *Dinophilus* sind also, wenn wir die Beobachtungen der bisherigen Untersucher vergleichen, verhältnismäßig weitgehenden Schwankungen unterworfen. Während in Prowazeks Kulturen Männchen und Weibchen in ungefähr gleicher Zahl vorhanden waren und ein Kokon in der Regel nur 2 Eier, ein männliches und ein weibliches, enthielt, fand Shearer im Sommer auf 1 Männchen 2,59 Weibchen und in einem Kokon durchschnittlich 7,9 Eier. Zwischen diesen beiden Extremen sind alle Uebergänge vorhanden. Es scheint, daß zwischen Geschlechtsverhältnis und Kokongröße eine gewisse Korrelation besteht, wie auch aus der Tabelle ersichtlich ist, indem mit der relativen Zahl der Weibchen auch die Größe der Kokons zunimmt. Nur die Beobachtungen Nelsons machen davon eine Ausnahme; trotz der verhältnismäßig geringen Zahl von Weibchen in seinen Kulturen (1,71 auf 1 Männchen) ist die durchschnitt-

liche Größe der Kokons (4,28 Eier) viel beträchtlicher als in meiner Freiburger Kultur.

Es erhebt sich nun die Frage, welches die Ursachen für dieses ganz verschiedene Geschlechtsverhältnis und die verschiedene Kokongröße in den verschiedenen Kulturen sind. Man könnte zunächst an äußere Faktoren denken und Ernährung, Temperatur, Beleuchtung usw. dafür verantwortlich machen, zumal da ja nach den weiter unten noch ausführlicher zu besprechenden Untersuchungen v. Malsens *Dinophilus* auf Temperaturwechsel z. B. mit einem sehr deutlichen Wechsel des Geschlechtsverhältnisses reagieren soll. Daß indessen *Dinophilus* in den Kulturen der verschiedenen Untersucher unter sehr verschiedenen Bedingungen gelebt hat, ist wenig wahrscheinlich. Ich selbst habe die Tiere in meinen Massenkulturen ebenso gefüttert wie v. Malsen die seinigen, habe sie in derselben Temperatur und unter ähnlichen Beleuchtungsverhältnissen gehalten, und was meine Münchener und Freiburger Kulturen im besonderen anbetrifft, so kann ich mit Bestimmtheit sagen, daß diese sich unter ganz den gleichen äußeren Bedingungen befunden haben wie jene. Äußere Faktoren können also nicht maßgebend sein, und die bisherigen Resultate weisen denn auch meines Erachtens mit aller Deutlichkeit darauf hin, daß es innere Faktoren sind, die das Geschlechtsverhältnis und die Kokongröße bei *Dinophilus* bestimmen. Geschlechtsverhältnis und Kokongröße sind ererbte Eigenschaften, und wir können bei *Dinophilus* verschiedene Rassen unterscheiden, bei denen Geschlechtsverhältnis und Kokongröße konstant verschieden sind. Wenn auch diese beiden Eigenschaften in jeder Rasse eine gewisse Variation zeigen, in der einen Rasse vielleicht eine größere Variationsbreite haben als in der anderen, so hat doch in jeder Rasse jede Eigenschaft ihren bestimmten Mittelwert, und eben diese Mittelwerte sind verschieden. Ob neben diesen inneren Faktoren äußere Faktoren Geschlechtsverhältnis und Kokongröße mehr oder weniger zu modifizieren vermögen, ist eine zweite Frage. In den folgenden Kapiteln soll diesen Fragen weiter nachgegangen werden. Da aber wirklich eindeutige Resultate nicht an Massenkulturen erzielt werden können, wurden die weiteren Untersuchungen lediglich an Einzelkulturen durchgeführt. Freilich muß hier — wie schon in der Einleitung — nochmals darauf hingewiesen

werden, daß infolge des Krieges die Experimente abgebrochen werden mußten, als sie auf dem Höhepunkte standen, und infolgedessen nicht in dem Umfange durchgeführt werden konnten, wie es ursprünglich geplant war, und wie es auch wünschenswert gewesen wäre. Die endgültige Beantwortung mancher Spezialfragen muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

9. Lebensgeschichte einzelner Weibchen.

Im folgenden soll die Lebensgeschichte einzelner Weibchen dargestellt werden, die unter normalen Verhältnissen lebten, d. h. unter ähnlichen Bedingungen wie die Tiere in den Massenkulturen, wenigstens was Temperatur und Beleuchtungsverhältnisse anbelangt. Hinsichtlich ihrer Ernährung ist zu bemerken, daß die Weibchen in den Einzelkulturen zwar dasselbe Futter erhielten wie die Weibchen in den Massenkulturen, aber insofern besser gestellt waren als diese, als sie dauernd Ueberfluß an Nahrung hatten. In jeder Kultur befand sich ständig ein kleines Stückchen faulendes Muschelfleisch, die Weibchen hatten keine Konkurrenten beim Nahrungserwerb, und man fand sie denn auch meistens auf den Muschelfleischstückchen herumkriechend. Häufig setzten sie auch dort ihre Kokons ab, ein Verhalten, das freilich nicht zweckmäßig war, da diese Kokons in der Regel bald von Bakterien und Pilzen überwuchert wurden, so daß die Embryonen abstarben. Ein Unterschied, der als Differenz in den äußeren Bedingungen zwischen Einzel- und Massenkulturen betrachtet werden könnte, besteht noch darin, daß in den Einzelkulturen das Wasser, um ein Ueberhandnehmen der Bakterien und Pilze zu verhindern, ungefähr alle drei Tage gewechselt wurde, während die Massenkulturen nur hin und wieder oder überhaupt nicht durchlüftet wurden. Sobald ein Weibchen in Einzelkultur einen Kokon abgesetzt hatte, wurde es in eine andere Schale gebracht und der Kokon für sich weiter beobachtet. Im übrigen sei, was die Kulturführung anbetrifft, auf das Kapitel verwiesen, in dem die Zuchtmethoden bereits dargestellt wurden (Seite 26 ff.).

Es folgt zunächst die Lebensgeschichte einiger Weibchen, die aus dem Seewasserballon des Münchener Instituts stammten.

Weibchen A¹⁾.

4. Mai. Einer bereits längere Zeit beobachteten Massenkultur, deren Geschlechtsverhältnis durchschnittlich war: ♂ : ♀ = 1 : 1,3, wird ein Kokon mit zwei Weibcheneiern und einem Männchenei (es handelte sich, genauer gesprochen, bereits um Embryonen) entnommen und in Einzelkultur gebracht.
7. Mai. Die beiden Weibchen schlüpfen aus, wahrscheinlich nach vorheriger Begattung durch das Männchen. Dieses verläßt nach den Weibchen ebenfalls den Kokon, geht aber dann bald zugrunde.
16. Mai. Die beiden Weibchen werden isoliert, die Lebensgeschichte des zweiten Weibchens (Weibchen B) wird weiter unten wiedergegeben.
20. Mai. Weibchen A setzt seinen ersten Kokon ab:
- | | | | | |
|-----------|-------|-------------------------------|------------------------------|--|
| | | 1. Kokon: | 1 ♂ + 2 ♀♀ | |
| 21. " | 2. " | 1 ♂ + 5 ♀♀ | | |
| 23. " | 3. " | 1 ♂ + 2 ♀♀ | | |
| 25. " | 4. " | 1 ♂ + 2 ♀♀ | | |
| 13. Juni. | 5. " | 3 ♂♂ + 4 ♀♀ | | |
| 20. " | 6. " | 1 ♂ + 3 ♀♀ | | |
| 30. " | 7. " | 6 ♂♂ + 4 ♀♀, | außerdem 2 lose Weibchen- | |
| | | | eier ohne Gallerthülle. | |
| 2. Juli. | 8. " | 1 ♂ + 5 ♀♀ | | |
| | 9. " | 1 ♀ | | |
| 3. " | 10. " | 2 ♀♀ | | |
| | 11. " | 1 ♀ | | |
| 4. " | 12. " | 2 ♂♂ + 3 ♀♀, | außerdem 2 lose Weibchen- | |
| | | | eier ohne Gallerthülle. | |
| 11. " | 13. " | 2 ♂♂ + 1 ♀ | außerdem 3 lose Männchen- | |
| | | | eier und 7 Weibcheneier ohne | |
| | | | Gallerthülle. | |
| 12. " | 14. " | 1 ♀ | | |
| 13. " | 15. " | 3 ♂♂ | | |
| 14. " | 16. " | 8 ♂♂ + 15 ♀♀ | | |
| 27. " | | Das Weibchen ist abgestorben. | | |

1) Die Bezeichnung der Weibchen mit fortlaufenden Buchstaben wurde der Uebersichtlichkeit halber gewählt; sie bedeutet nicht, daß die Weibchen auch in dieser Reihenfolge gezüchtet wurden. Die Gesamtzahl der einzeln gezüchteten Weibchen und Kokons beläuft sich auf über 200.

Das Weibchen lebte, vom Tage des Ausschlüpfens aus dem Kokon an gerechnet, 81 Tage und erzeugte in dieser Zeit 16 Kokons mit 30 Männchen- und 51 Weibcheneiern. Außerdem setzte es 3 Männchen- und 11 Weibcheneier einzeln, d. h. ohne Kokon, ab. Die Gesamtzahl der Eier, die das Weibchen hervorbrachte, beträgt somit 95, und zwar kamen auf 33 Männcheneier 62 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,88.$$

Gegenüber der Massen-Stammkultur, deren Geschlechtsverhältnis, wie gesagt, $\sigma : \varphi = 1 : 1,3$ war, bedeutet das ein Anwachsen der relativen Zahl der Weibchen. Teilweise ist diese Zunahme der weiblichen Geburten sicher nur eine scheinbare. Mit dem Alter werden setzte das Weibchen eine zunehmende Zahl von Eiern ohne Kokonhülle ab. Es ist das eine bei älteren Weibchen des öfteren zu beobachtende Erscheinung. Offenbar funktionieren die Schleimdrüsen, die das Material für den Kokon liefern, bei den alten Weibchen bisweilen nicht mehr in der richtigen Weise, so daß die Abscheidung der Gallerthülle um die Eier unterbleibt. Uebrigens gehen diese Eier, die schädlichen Einflüssen der Außenwelt viel mehr ausgesetzt sind als solche in normalen Kokons, in der Regel bald zugrunde. Während man nun die losen Weibcheneier in den Einzelkulturen unschwer findet, übersieht man die Männcheneier infolge ihrer Kleinheit außerordentlich leicht; es kommt hinzu, daß diese besonders rasch zerfallen, wenn sie Einflüssen ihrer Umgebung erliegen. Und so ist anzunehmen, daß das Weibchen A außer den 11 losen Weibcheneiern mehr als 3 lose Männcheneier abgesetzt hat, daß die weiteren aber der Beobachtung entgangen sind. Berechnen wir das Geschlechtsverhältnis der in den 16 Kokons abgelegten Eier, so kommen wir zu einer für die Männchen günstigeren Zahl, es verhält sich dann:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,7.$$

Im Vergleich mit dem Geschlechtsverhältnis in der Massenkultur bedeutet das immer noch ein, wenn auch nicht sehr bedeutendes, Plus an Weibchen. Eine geringe Zunahme der relativen Zahl der weiblichen Geburten gegenüber der Massenkultur ist, wie bereits hier betont sei, in den Einzelkulturen nicht selten zu beobachten, und diese Zunahme führe ich zurück auf die wesentlich besseren Ernährungsverhältnisse in den Einzelkulturen. Diese scheinen mir den wichtigsten Unterschied in den äußeren

Bedingungen der Massen- und der Einzelkulturen darzustellen. Während in den großen Einmachgläsern, in denen die Massenkulturen gehalten wurden, die Weibchen immer auf den Boden des Gefäßes herabkriechen mußten, um reichliche Nahrung zu finden — hier lagen ständig einige Stückchen Muschelfleisch, die Kokons aber setzten die Weibchen ja mit Vorliebe am Wasserspiegel und im Randwinkel ab —, enthielt die Einzelkultur so wenig Wasser, daß das Weibchen schon aus diesem Grunde immer in der Nähe der Nahrungsquelle blieb, wo es überdies keine Konkurrenten hatte. Es ist ja ohne weiteres einleuchtend, daß ein gut ernährtes Weibchen eher imstande ist, eine große Zahl der reich mit Reservestoffen beladenen Eier zu erzeugen als ein weniger gut ernährtes Weibchen. Wir werden weiter unten die Bedeutung der Ernährung für das Geschlechtsverhältnis noch besprechen.

Noch auffälliger aber als die meist doch nur geringe Zunahme der relativen Zahl der Weibcheneier in den Einzelkulturen ist die Größenzunahme der Gelege. In den Münchener Massenkulturen enthielt ein Kokon durchschnittlich 2,05—2,37 Eier (und zwar 0,95—1,03 Männchen- und 1,07—1,34 Weibcheneier). Ein Kokon des aus der gleichen Quelle stammenden Weibchens A wies hingegen durchschnittlich 5,06 Eier (1,87 Männchen- und 3,19 Weibcheneier) auf! Das bedeutet also, daß die Kokons in der Einzelkultur weit mehr als doppelt so groß waren wie in der Massenkultur! Die Zunahme der Kokongröße ist ein Charakteristikum sämtlicher einzeln gezüchteter Weibchen. Auch sie führe ich auf die bessere Ernährung der Einzelweibchen zurück. Infolge der reichlichen Zufuhr von Nährsubstanzen entwickeln sich die Keimzellen im Ovar viel rascher, es gelangt vor allem eine größere Zahl von Eiern gleichzeitig zur Reife als unter schlechteren Ernährungsverhältnissen, und so vergrößert sich auch die Zahl der zu gleicher Zeit zur Ablage reifen Eier, es kommen größere Kokons zustande. Uebrigens produzierte Weibchen A den größten Kokon, der überhaupt jemals beobachtet wurde; sein letzter (16.) Kokon enthielt 8 Männchen- und 15 Weibcheneier! Ein Kokon (15.) enthielt nur Männcheneier (3), ebenfalls eine große Seltenheit. Kokons mit nur Weibcheneiern kommen öfters vor; Weibchen A erzeugte 4 Kokons mit nur Weibcheneiern (9.—11. und 14. Kokon).

Zur Lebensgeschichte des Weibchens A sei noch bemerkt, daß es seinen ersten Kokon am 13. Tage nach dem Ausschlüpfen,

den letzten am 68. Tage absetzte. Die Individuen des ersten Kokons brauchten 7 Tage zur Entwicklung, die Kokons 2—4 wurden als Kältekultur weitergezüchtet (siehe weiter unten Weibchen N, O und P). Die Embryonen der letzten Kokons starben alle im Laufe der Entwicklung ab. Auch dies ist eine Erscheinung, die man bei älteren Weibchen des öfteren feststellen kann. Offenbar gehen ab und zu, wenn die Weibchen eine gewisse Anzahl Kokons erzeugt haben, die Spermatozoen zu Ende. Da eine Begattung der geschlechtsreifen Weibchen nicht mehr erfolgt, müssen die weiteren Eier unbesamt abgesetzt werden. Unbefruchtete Eier aber beginnen zwar eine parthenogenetische Entwicklung, die aus ihnen entstehenden Embryonen sind jedoch immer anormal und sterben früher oder später ab (siehe Kapitel 12).

Weibchen B.

4. Mai. Aus Massenkultur (1 ♂ : 1,3 ♀♀) wird ein Kokon mit einem Männchenei und zwei Weibcheneiern isoliert.
7. Mai. Ausschlüpfen der Weibchen.
16. „ Die beiden Weibchen werden isoliert (Lebensgeschichte des Weibchens A siehe oben).
20. Mai. Weibchen B setzt seinen ersten Kokon ab:

	1. Kokon: 1 ♂ + 3 ♀♀
--	----------------------
23. „ 2. „ 2 ♂♂ + 2 ♀♀
9. Juni. 3. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
27. „ 4. „ 3 ♂♂ + 3 ♀♀
3. Juli. 5. „ 3 ♂♂ + 7 ♀♀
4. „ 6. „ 1 ♂ + 3 ♀♀
9. „ 7. „ 3 ♂♂ + 2 ♀♀
12. „ 8. „ 7 ♂♂ + 3 ♀♀
13. „ 9. „ 1 ♂ + 1 ♀
14. „ 10. „ 1 ♂ + 3 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
16. „ Das Weibchen ist abgestorben.

Das Weibchen, eine Schwester des Weibchens A, lebte vom Tage des Ausschlüpfens an 70 Tage, war also etwas kurzlebiger als die Schwester. Es erzeugte 10 Kokons mit 23 Männchen- und 29 Weibcheneiern, außerdem 1 Weibchenei ohne Kokon. Der erste

Kokon wurde am 13. Tage nach dem Ausschlüpfen, der letzte am 68. Tage abgesetzt, d. h. die 10 Kokons mit 52 (+ 1) Eiern wurden innerhalb der gleichen Zeit hervorgebracht wie die 16 Kokons mit 81 (+ 14) Eiern des Weibchens A. Weibchen B war also auch weniger produktiv als die Schwester. Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens B war:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,26.$$

Weibchen B erzeugte somit nicht nur absolut, sondern auch relativ weniger Weibcheneier als Weibchen A; das Geschlechtsverhältnis seiner Eier entspricht ungefähr dem der Massenkultur. Hinsichtlich der Kokongröße verhielt es sich indessen ganz ähnlich wie Weibchen A, ja die durchschnittliche Eizahl seiner Kokons ist sogar noch etwas größer: 5,3 Eier (und zwar 2,3 Männchen- und 3 Weibcheneier). Bemerkenswert ist der 7. Kokon, der 7 Männchen- und 3 Weibcheneier enthielt, eine selten große Zahl von Männcheneiern.

Weibchen C.

Dieses Weibchen stammte ebenfalls aus einer Massenkultur, die sich von dem Seewasserballon des Münchener Instituts herleitete, wurde aber zu einer anderen Jahreszeit gezüchtet als die Weibchen A und B. Die äußeren Bedingungen, unter denen das Weibchen gehalten wurde, waren ganz die gleichen wie bei Weibchen A und B.

9. Januar. Aus einer Massenkultur wird ein bereits geschlechtsreifes Weibchen isoliert.

13.	„	1. Kokon:	2 ♀♀
16.	„	2. „ 1 ♂ + 5 ♀♀	
20.	„	3. „ 2 ♂♂ + 2 ♀♀	
25.	„	4. „ 2 ♂♂ + 3 ♀♀	
30.	„	5. „ 2 ♀♀	
31.	„	6. „ 2 ♂♂ + 1 ♀	
4. Februar.	7.	„ 2 ♂♂ + 3 ♀♀	
9.	„	8. „ 1 ♂ + 3 ♀♀	
12.	„	9. „ 3 ♂♂ + 2 ♀♀	
15.	„	10. „ 3 ♂♂ + 3 ♀♀,	die Gallerthülle um diesen Kokon fehlte fast vollständig.

20. Februar 11. Kokon: 3 ♂♂ + 3 ♀♀, außerdem 2 Weibcheneier ohne Gallerthülle.

25. „ 12. „ 1 ♀

28. „ Weibchen abgestorben.

Das Weibchen wurde 51 Tage lang beobachtet und produzierte in dieser Zeit 12 Kokons mit 19 Männchen- und 30 Weibcheneiern, außerdem 2 Weibcheneier ohne Gallerthülle, Geschlechtsverhältnis also bei Berücksichtigung aller beobachteten Eier:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,68.$$

Die durchschnittliche Größe der Kokons betrug 4,08 Eier (1,58 Männchen- und 2,5 Weibcheneier). Die jungen Weibchen schlüpften 9–11 Tage nach Ablage der Kokons aus, die Embryonen der letzten Kokons starben ab. Mehrere Kokons enthielten nur Weibcheneier. Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens C war ähnlich wie beim Weibchen A, die Kokongröße war etwas geringer.

Weitere in Einzelkultur gezüchtete und aus dem Seewasserballon stammende Weibchen gaben ganz ähnliche Resultate, das Geschlechtsverhältnis war gegenüber der Massenkulturstammkultur durchschnittlich etwas zugunsten der Weibchen verschoben, die Kokongröße übertraf die in den Massenkulturen immer beträchtlich. Nur ein einziges Mal beobachtete ich ein aus der gleichen Quelle stammendes Weibchen, dessen Eier ein wesentlich anderes Geschlechtsverhältnis zeigten. Seine Lebensgeschichte ist im folgenden wiedergegeben.

W e i b c h e n D.

12. Juni. Aus Massenkultur (1 ♂ : 1,3 ♀♀) wird ein junges Weibchen isoliert.

18.	„	1 Kokon:	1 ♂ + 2 ♀♀
19.	„	2. „	1 ♂ + 2 ♀♀
20.	„	3. „	1 ♂ + 4 ♀♀
21.	„	4. „	2 ♂♂ + 6 ♀♀
23.	„	5. „	1 ♂ + 4 ♀♀
24.	„	6. „	1 ♂ + 3 ♀♀
25.	„	7. „	2 ♂♂ + 5 ♀♀
27.	„	8. „	3 ♂♂ + 6 ♀♀
28.	„	9. „	2 ♂♂ + 6 ♀♀

2. Juli. 10. Kokon: 1 ♂ + 5 ♀♀
 4. „ Weibchen abgestorben.

Das Weibchen erzeugte 10 Kokons mit 15 Männchen- und 43 Weibcheneiern, Geschlechtsverhältnis also: .

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 2,86.$$

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 5,8 Eier (1,5 Männchen- und 4,3 Weibcheneier). Auffällig ist, in wie kurzer Zeit das Weibchen die 10 durchweg sehr großen Kokons hervorbrachte: in der Zeit vom 18. Juni bis 2. Juli, also innerhalb von 14 Tagen 58 Eier, darunter 43 Weibcheneier! Entwicklungsdauer der jungen Weibchen 8—10 Tage.

Worauf ist nun das von den übrigen Kulturen gleichen Ursprungs gänzlich abweichende Geschlechtsverhältnis dieses Weibchens bzw. seiner Eier zurückzuführen? Die äußeren Bedingungen, unter denen das Weibchen gehalten wurde, unterschieden sich nicht im geringsten von denen der bisher besprochenen Einzelkulturen. Außere Faktoren können also wohl kaum für dieses starke Ueberwiegen der Weibcheneier verantwortlich gemacht werden, und es lag nahe, daran zu denken, daß dieses Weibchen einer anderen Rasse angehörte, einer Rasse mit konstant höherem Prozentsatz an Weibchen als die größte Mehrzahl der Tiere in den Münchener Kulturen. Das ist in der Tat der Fall, wie die Beobachtung der Nachkommen des Weibchens D zeigte. Die Eier der Nachkommen, welche unter gleichen Bedingungen wie die Mutter standen, wiesen ein ganz ähnliches Geschlechtsverhältnis auf. Ich lasse die Lebensgeschichte einer Tochter des Weibchens D folgen.

Weibchen E.

21. Juni. Der 4. Kokon des Weibchens D, enthaltend 2 Männchen- und 6 Weibcheneier, wird isoliert.
1. Juli. Sämtliche Weibchen schlüpfen aus.
9. „ Ein Weibchen wird isoliert.
10. „ 1. Kokon: 1 ♂ + 2 ♀♀
13. „ 2. „ 1 ♂ + 4 ♀♀
15. „ 3. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
16. „ 4. „ 3 ♂♂ + 4 ♀♀
17. „ 5. „ 2 ♀♀
18. „ 6. „ 4 ♀♀

19. Juli.	7. Kokon:	1 ♂	+	5 ♀♀
21. „	8. „	1 ♂	+	5 ♀♀
22. „	9. „			4 ♀♀
24. „	10. „	3 ♂♂	+	5 ♀♀.

Die 10 Kokons des Weibchens E enthielten 11 Männchen- und 37 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 3,36.$$

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 4,8 Eier (1,1 Männchen- und 3,7 Weibcheneier). Während die relative Zahl der Weibcheneier dieses Weibchens sogar noch beträchtlich größer ist als bei der Mutter, ist die durchschnittliche Größe der Kokons geringer. Auch dieses Weibchen erzeugte die 10 Kokons in sehr kurzer Zeit, in 15 Tagen.

Die folgenden Weibchen rühren aus dem Freiburger Seewasser-aquarium her, d. h. aus der Massen-Stammkultur, deren Geschlechtsverhältnis war: $\text{♂} : \text{♀} = 1 : 1,73$.

Weibchen F.

20. Januar. Der Freiburger Massenkultur werden mehrere Weibchen entnommen und isoliert.

26. „ Weibchen F setzt seinen ersten Kokon ab:

	1. Kokon:	2 ♀♀
28. „	2. „	1 ♂ + 3 ♀♀
30. „	3. „	1 ♂ + 5 ♀♀
1. Februar.	4. „	2 ♀♀
2. „	5. „	1 ♂ + 4 ♀♀
4. „	6. „	5 ♂♂ + 4 ♀♀
8. „	7. „	2 ♂♂ + 2 ♀♀
10. „	8. „	1 ♂ + 2 ♀♀
12. „	9. „	1 ♂ + 2 ♀♀
20. „	Weibchen abgestorben.	

Innerhalb von 17 Tagen setzte das Weibchen 9 Kokons ab mit 12 Männchen- und 26 Weibcheneiern, Geschlechtsverhältnis also:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 2,17.$$

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 4,22 Eier (1,33 Männchen- und 2,89 Weibcheneier). Die jungen Weibchen schlüpfen durch-

schnittlich nach 13 Tagen aus, die Embryonen der letzten Kokons entwickelten sich anormal und starben ab.

Weibchen G.

20. Januar. Der Freiburger Massenkultur werden mehrere Weibchen entnommen und isoliert.
28. „ Weibchen G setzt seinen ersten Kokon ab:
1. Kokon: 2 ♂♂ + 2 ♀♀
31. „ 2. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
1. Februar. 3. „ 1 ♂ + 3 ♀♀
2. „ 4. „ 1 ♂ + 4 ♀♀
3. „ 5. „ 3 ♂♂ + 5 ♀♀
5. „ 6. „ 3 ♂♂ + 5 ♀♀
8. „ 7. „ 2 ♂♂ + 3 ♀♀
9. „ 8. „ 1 ♂ + 4 ♀♀
10. „ 9. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
15. „ Weibchen abgestorben.

Innerhalb von 14 Tagen setzte das Weibchen 9 Kokons ab mit 15 Männchen- und 30 Weibcheneiern, Geschlechtsverhältnis also:

$$\sigma : \varphi = 1 : 2.$$

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 5 Eier (1,67 Männchen- und 3,33 Weibcheneier). Die Entwicklungsdauer der Weibchen war durchschnittlich 14 Tage.

Weibchen H.

4. Mai. Kokon mit 1 Männchen- und 1 Weibchenei (bzw. Embryonen) aus der Freiburger Massenkultur wird isoliert.
7. „ Weibchen und Männchen schlüpfen aus.
27. „ 1. Kokon: 3 ♀♀, außerdem 2 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
6. Juni. 2. „ 3 ♀♀
4. Juli. 3. „ 3 ♂♂ + 5 ♀♀
6. „ 4. „ 4 ♂♂ + 4 ♀♀
14. „ 5. „ 8 ♂♂ + 10 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
15. „ 6. „ 1 ♂ + 1 ♀
16. „ 7. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
18. „ 8. „ 1 ♀
20. „ Weibchen abgestorben.

Weibchen H produzierte 8 Kokons mit 17 Männchen- und 29 Weibcheneiern, außerdem 3 Weibcheneier ohne Kokon, bei Berücksichtigung aller beobachteten Eier Geschlechtsverhältnis also:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,88.$$

Die Kokongröße betrug 5,75 Eier (2,12 Männchen- und 3,63 Weibcheneier). Auffällig ist die lange Zeitdauer, die zur Produktion der 8 Kokons notwendig war. Erst 20 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte das Weibchen seinen ersten Kokon ab, 72 Tage nach dem Ausschlüpfen seinen letzten, die 8 Kokons also innerhalb von 52 Tagen. Da die Embryonen sämtlicher Kokons sich anormal entwickelten und alle im Laufe der Entwicklung abstarben, kann als sicher gelten, daß das Weibchen unbegattet geblieben ist und infolgedessen alle Eier unbefruchtet zur Entwicklung kamen. Die langsame Eierproduktion sowie die mangelhafte Kokonbildung sprechen ebenfalls für das Unbegattetsein des Weibchens (siehe weiter unten Kapitel 12).

Weibchen I.

4. Mai. Kokon mit 1 Männchen- und 1 Weibchenei (bzw. Embryonen) aus der Freiburger Massenkultur wird isoliert.
7. „ Um ½1 Uhr nachmittags schlüpft das Weibchen aus. In diesem Augenblick wird es von dem Männchen, das ihm seitlich am vorletzten Segment ansitzt, begattet (siehe Tafel II Figur 1). So wird das Männchen mit aus dem Kokon herausgetragen. Nach etwa einer Minute ist die Begattung beendet, das Männchen schlüpft wieder in den Kokon (siehe Seite 36).
17. „ Das Männchen ist innerhalb des Kokons abgestorben (am vorhergehenden Tage lebte es noch).
18. „ 1. Kokon: 1 ♂ + 2 ♀♀
21. „ 2. „ 1 ♂ + 1 ♀
24. „ 3. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
25. „ 4. „ 1 ♂ + 3 ♀♀
6. Juni. 5. „ 2 ♀♀
9. „ 5 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
13. „ 6. Kokon: 1 ♀
15. „ 7. „ 3 ♂♂ + 4 ♀♀
16. „ Weibchen abgestorben.

Außer 7 Kokons mit 7 Männchen- und 15 Weibcheneiern erzeugte Weibchen 1 noch 5 Weibcheneier ohne Kokon. Da anzunehmen ist, daß außer diesen 5 Weibcheneiern auch lose Männcheneier abgesetzt wurden, die aber der Beobachtung entgangen sind, werden bei Berechnung des Geschlechtsverhältnisses die 5 einzelnen Weibcheneier außer acht gelassen. Für die 7 Kokons ist das Geschlechtsverhältnis:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 2,14.$$

Der erste Kokon wurde 11 Tage nach dem Ausschlüpfen des Weibchens abgelegt, die 7 Kokons wurden innerhalb von 28 Tagen hervorgebracht. Durchschnittliche Kokongröße 3,14 Eier (1 Männchenei und 2,14 Weibcheneier). Entwicklungsdauer der Weibchen durchschnittlich 12 Tage.

Weibchen K.

- | | | |
|----------|-------|--|
| 4. Mai. | | Kokon mit 1 Männchenei und 2 Weibcheneiern (bzw. Embryonen) aus der Freiburger Massenkultur wird isoliert. |
| 6. „ | | Die beiden Weibchen schlüpfen aus, das Männchen bleibt im Kokon, die beiden Weibchen werden isoliert. |
| 16. „ | | Das Männchen ist innerhalb des Kokons abgestorben. |
| 18. „ | | Weibchen K setzt seinen ersten Kokon ab: |
| | | 1. Kokon: 1 ♂ + 3 ♀♀ |
| 20. „ | 2. „ | 2 ♂♂ + 3 ♀♀ |
| 23. „ | 3. „ | 1 ♂ + 3 ♀♀ |
| 25. „ | 4. „ | 1 ♂ + 3 ♀♀ |
| 2. Juni. | 5. „ | 2 ♂♂ + 4 ♀♀ |
| 4. „ | 6. „ | 1 ♀ |
| 6. „ | 7. „ | 1 ♂ + 4 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle. |
| 15. „ | 8. „ | 3 ♂♂ + 3 ♀♀ |
| 4. Juli. | 9. „ | 2 ♂♂ + 2 ♀♀ |
| 6. „ | 10. „ | 1 ♂ + 2 ♀♀, außerdem 1 Männchenei ohne Gallerthülle. |
| 9. „ | 11. „ | 2 ♂♂ + 2 ♀♀ |
| 14. „ | 12. „ | 3 ♂♂ + 4 ♀♀ |
| 18. „ | 13. „ | 2 ♂♂ + 2 ♀♀ |
| 20. „ | 14. „ | 3 ♂♂ + 2 ♀♀ |
| 23. „ | | Weibchen abgestorben. |

Weibchen K lebte 79 Tage, am 12. Tage nach dem Ausschlüpfen setzte es seinen ersten Kokon ab, im ganzen erzeugte es innerhalb von 64 Tagen 14 Kokons mit 24 Männchen- und 38 Weibcheneiern, außerdem 1 Männchen- und 1 Weibchenei ohne Kokon, Geschlechtsverhältnis:

$$\sigma : \varphi = 1 : 1,56.$$

Kokongröße: 4,43 Eier (1,71 Männchen- und 2,72 Weibcheneier). Bei Weibchen K war im Gegensatz zu den vorhergehenden Weibchen die relative Zahl der Weibcheneier etwas geringer als in der Massen-Stammkultur (1 σ : 1,73 $\varphi\varphi$).

Um besser einen Vergleich zu ermöglichen, seien die an den beiden bzw. drei Rassen erzielten Resultate im folgenden nochmals tabellarisch zusammengestellt.

Münchener Rasse.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Kokongröße
I. Massenkulturen.		
100 Kokons	$\sigma : \varphi = 1 : 1,17$	0,95 σ + 1,11 $\varphi\varphi = 2,06$ Eier
dto.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,09$	0,98 σ + 1,07 $\varphi\varphi = 2,05$ „
dto.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,3$	1,03 $\sigma\sigma$ + 1,34 $\varphi\varphi = 2,37$ „
Summe:	$\sigma : \varphi = 1 : 1,19$	0,99 σ + 1,17 $\varphi\varphi = 2,16$ „
II. Einzelkulturen.		
Weibchen A.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,7$	1,87 $\sigma\sigma$ + 3,19 $\varphi\varphi = 5,06$ Eier
„ B.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,26$	2,3 $\sigma\sigma$ + 3 $\varphi\varphi = 5,3$ „
„ C.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,68$	1,58 $\sigma\sigma$ + 2,5 $\varphi\varphi = 4,08$ „
Summe:	$\sigma : \varphi = 1 : 1,55$	1,92 $\sigma\sigma$ + 2,9 $\varphi\varphi = 4,82$ „
III. Einzelkulturen (2. Rasse).		
Weibchen D.	$\sigma : \varphi = 1 : 2,86$	1,5 $\sigma\sigma$ + 4,3 $\varphi\varphi = 5,8$ Eier
„ E.	$\sigma : \varphi = 1 : 3,36$	1,1 $\sigma\sigma$ + 3,7 $\varphi\varphi = 4,8$ „
Summe:	$\sigma : \varphi = 1 : 3,11$	1,3 $\sigma\sigma$ + 4 $\varphi\varphi = 5,3$ „

Freiburger Rasse.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Kokongröße
I. Massenkultur.		
100 Kokons	$\sigma : \varphi = 1 : 1,73$	1,09 $\sigma\sigma$ + 1,89 $\varphi\varphi = 2,98$ Eier
II. Einzelkulturen.		
Weibchen F.	$\sigma : \varphi = 1 : 2,17$	1,33 $\sigma\sigma$ + 2,89 $\varphi\varphi = 4,22$ Eier
„ G.	$\sigma : \varphi = 1 : 2$	1,67 $\sigma\sigma$ + 3,33 $\varphi\varphi = 5$ „
„ H.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,88$	2,12 $\sigma\sigma$ + 3,63 $\varphi\varphi = 5,75$ „
„ I.	$\sigma : \varphi = 1 : 2,14$	1 σ + 2,14 $\varphi\varphi = 3,14$ „
„ K.	$\sigma : \varphi = 1 : 1,56$	1,71 $\sigma\sigma$ + 2,72 $\varphi\varphi = 4,43$ „
Summe:	$\sigma : \varphi = 1 : 1,95$	1,78 $\sigma\sigma$ + 3,32 $\varphi\varphi = 5,1$ „

Ein Vergleich der Einzelkulturen mit den Massenkulturen der entsprechenden Rassen ergibt, daß bei beiden Rassen durch die Einzelzucht der Weibchen erstens der Prozentsatz der Weibcheneier erhöht wird und zweitens die Kokongröße zunimmt. Während die Zunahme der Kokongröße in allen Fällen zu beobachten und meist sehr beträchtlich ist, ist die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Weibchen weniger bedeutend und fehlt bei einzelnen Weibchen vollständig. Beides, Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses und Zunahme der Kokongröße, führe ich, wie schon gesagt, auf die besseren Ernährungsverhältnisse zurück, unter denen die Einzelweibchen lebten. Die Beobachtungen an Massenkulturen haben uns zu dem Ergebnis geführt, daß Geschlechtsverhältnis und Kokongröße ererbte Eigenschaften sind. Obwohl die Beobachtungen an Einzelkulturen bisher infolge der äußeren Verhältnisse nicht in dem gewünschten Umfange haben durchgeführt werden können, dürfen sie doch als eine Bestätigung dieses Resultates betrachtet werden. Das Resultat wird durch die Beobachtungen an Einzelkulturen insofern noch erweitert, als wir nunmehr sagen können, Geschlechtsverhältnis und Kokongröße werden durch — in den verschiedenen Rassen verschiedene — Erbfaktoren bedingt, doch wird die Erscheinungsform der Eigenschaften durch äußere Faktoren beeinflusst, die genotypisch gleichen Weibchen sind phänotypisch verschieden, je nachdem ob sie in Einzelkultur oder Massenkultur, d. h. unter sehr guten oder unter weniger guten Ernährungsverhältnissen, gezüchtet werden, gute Ernährungsverhältnisse verschieben Geschlechtsverhältnis und Kokongröße nach der Plusseite. Genotypisch verschiedene Weibchen verhalten sich auch unter gleich guten Ernährungsverhältnissen verschieden, d. h. die für die Massenkulturen der verschiedenen Rassen charakteristischen Unterschiede bleiben auch in den Einzelkulturen bestehen, auch in den Einzelkulturen der Freiburger Rasse ist der Prozentsatz der Weibcheneier höher (1 ♂ : 1,95 ♀♀) und die Kokongröße größer (5,1 Eier) als in den Einzelkulturen der Münchener Rasse (1 ♂ : 1,55 ♀♀ und 4,82 Eier). Die zweite Münchener Rasse, die in den Einzelkulturen isoliert wurde, und welche sich durch besonders hohen Prozentsatz an Weibcheneiern (1 ♂ : 3,11 ♀♀) und besondere Kokongröße (5,3 Eier) auszeichnete, trat in den Massenkulturen kaum in Erscheinung. Infolge der relativ geringen Zahl der Männchen blie-

ben sehr viele Weibchen dieser Rasse unbegattet — bei allen Rassen begatten in der Regel die Männchen eines Kokons die Weibchen des gleichen Kokons, also ihre Schwestern — und brachten infolgedessen keine lebensfähige Nachkommenschaft hervor. Weibchen E z. B. produzierte drei Kokons, die ausschließlich Weibcheneier enthielten, insgesamt 10. Auch wenn diese drei Kokons nicht in Einzelkultur gezüchtet worden wären, so wären die 10 aus diesen Eiern hervorgehenden Weibchen sehr wahrscheinlich unbegattet geblieben, da eben die Männchen in den Kokons fehlten. Vielleicht spielen auch noch andere Gründe bei Unterdrückung der zweiten Münchener Rasse durch die erste eine Rolle. Ein weiteres Merkmal der zweiten Münchener Rasse ist die Schnelligkeit, mit der die Weibchen ihre Kokons produzierten. Diese hohe Fortpflanzungsgeschwindigkeit geht indessen auf Kosten der Lebensdauer. Die Weibchen der zweiten Münchener Rasse alterten viel rascher als die der anderen Münchener Rasse und auch als die der Freiburger Rasse, für welche letztere umgekehrt eine langsame Fortpflanzungsgeschwindigkeit charakteristisch ist.

Hier sei noch einiges über die Lebensdauer des *Dinophilus* im allgemeinen gesagt. Das *Dinophilus*-Männchen ist, entsprechend seiner rudimentären Gesamtorganisation, sehr kurzlebig. Der Verdauungstraktur fehlt ihm, es nimmt während seines Lebens keine Nahrung zu sich, und so sind schon aus diesem Grunde seiner Lebensdauer ziemlich enge Grenzen gezogen. 8—10 Tage kann man als die durchschnittliche Lebenszeit der *Dinophilus*-Männchen bezeichnen. Immerhin beobachtete ich auch Männchen, die die doppelte Lebensdauer, 20 Tage, erreichten. Die Lebensdauer der Weibchen ist wesentlich länger. Sie schwankt, wie gesagt, bei den verschiedenen Rassen, doch können 2—3 Monate als mittlere Lebensdauer betrachtet werden. Während dieser Lebenszeit bringt das Weibchen etwa 10—12 Kokons hervor, deren Zusammensetzung und Größe nach den Rassen und den Ernährungsverhältnissen wechselt und auch, wie wir gesehen haben, innerhalb der Rasse individuellen Schwankungen unterworfen ist. Die Höchstzahl von Kokons, die ich bei einem Weibchen beobachten konnte, betrug 16 (Weibchen A) mit 30 Männchen- und 51 Weibcheneiern. Außerdem brachte das Weibchen noch 3 Männchen- und 11 Weibcheneier ohne Kokon hervor, erzeugte also insgesamt nicht weniger als 95 Eier. Nach Produktion dieser zahlreichen Nachkommenschaft war sein Ge-

schlechtsapparat offensichtlich erschöpft. Es lebte nach Ablage des letzten Kokons noch 13 Tage, machte aber in seinem ganzen Verhalten und in seinem Äußeren den Eindruck, daß seine Lebensenergie aufgebraucht war. Die Bewegungen des Weibchens verlangsamten sich mehr und mehr, wurden unregelmäßig, das Wimperkleid erschien abgenutzt, schließlich stellte das Weibchen die Nahrungsaufnahme ein und verfiel dem Alterstode. Ein ähnliches Verhalten zeigten alle Weibchen nach längerer Lebensdauer.

Das wichtigste Resultat unserer bisherigen Untersuchungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß es in erster Linie *i n n e r e* Faktoren sind, die das Geschlechtsverhältnis bei *Dinophilus* bestimmen, doch kann es durch *ä u ß e r e* Faktoren, wie die Ernährung modifiziert werden. Immerhin ist die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses nur gering. In weitgehendem Maße macht v. M a l s e n (1906) äußere Faktoren für die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* verantwortlich. In den Normalkulturen bei Zimmertemperatur (19 ° C) fand er ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♂ : 2,4 ♀♀. In der Kälte (13 ° C) nimmt nach seinen Beobachtungen die relative Zahl der weiblichen Geburten bedeutend zu: 1 ♂ : 3,5 ♀♀. Umgekehrt soll in der Wärme (26 ° C) die Zahl der männlichen Geburten steigen: 1 ♂ : 1,7 ♀♀. Das wäre eine wesentlich stärkere Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses, als sie in meinen Kulturen durch die verschiedene Ernährung erfolgte. Ehe wir indessen in eine Kritik der Experimente v. M a l s e n s eintreten, wollen wir eine Darstellung unserer eigenen Temperaturexperimente geben.

10. Das Geschlechtsverhältnis in den Kältekulturen.

Die Kältekulturen bieten keine besonderen Schwierigkeiten. Von der Temperatur abgesehen befanden sich die Weibchen in den Kältekulturen unter ganz den gleichen Bedingungen wie in den Normalkulturen. Die meisten Kältekulturen wurden als Einzelkulturen geführt. Jedes Weibchen kam mit einer geringen Menge Wasser in eine Boveri-Schale (siehe Seite 28), dazu wurde ein Stückchen Muschelfleisch gegeben, das Weibchen hatte immer Ueberfluß an Nahrung. Die Schalen wurden in großen Glasaquarien untergebracht, die ständig von fließendem Wasser umspült wurden. Auf diese Weise konnte die Temperatur in den Kältekulturen dauernd auf 9–11 ° C gehalten werden, nur in den heißen Sommermonaten

stieg sie in den Mittagsstunden um 1—2°. Die Beleuchtungsverhältnisse waren bei den Kältekulturen ähnlich wie bei den Normalkulturen, die Kulturen befanden sich im Halbdunkel.

W e i b c h e n L.

22. Januar. Junges Weibchen aus der Freiburger Massenkultur (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird isoliert und zunächst in 15°, dann (nach einigen Tagen) in 9° C gebracht.

4. Februar.	1.	Kokon:	1 ♂	+	2 ♀♀
9. „	2.	„	1 ♂	+	3 ♀♀
12. „	3.	„	2 ♂♂	+	2 ♀♀
16. „	4.	„	2 ♂♂	+	2 ♀♀
20. „	5.	„	3 ♂♂	+	3 ♀♀
24. „	6.	„	1 ♂	+	3 ♀♀
1. März.	7.	„	2 ♂♂	+	4 ♀♀
3. „	8.	„	1 ♂	+	4 ♀♀
8. „	9.	„	2 ♂♂	+	5 ♀♀
11. „	10.	„			3 ♀♀
20. „	11.	„	1 ♂	+	1 ♀
26. „		Weibchen abgestorben.			

Das Weibchen wurde 64 Tage beobachtet und erzeugte innerhalb von 45 Tagen 11 Kokons mit 16 Männchen- und 32 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 2.

Kokongröße: 436 Eier (1,45 Männchen- und 2,91 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens L ist ganz das gleiche wie das der Eier des Weibchens G, welches derselben Rasse angehörte und ungefähr zur gleichen Zeit und unter den gleichen Bedingungen (von der Temperatur natürlich abgesehen) gezüchtet wurde. Die Temperatur übte nicht den geringsten Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis aus. Was die Kokongröße anbetrifft, so ist diese zwar bei Weibchen L etwas geringer als bei den in Zimmertemperatur gehaltenen Einzelweibchen der Freiburger Rasse (5,1 Eier), aber sie ist doch wie in allen Einzelkulturen beträchtlich größer als in den Massenkulturen (2,98 Eier). Nach v. Malsen soll sowohl in Kälte- wie in Wärmekulturen die Kokongröße abnehmen, und zwar in letzteren stärker als in ersteren (Zimmerkultur: 5,6, Kältekultur: 4,2, Wärmekultur: 3,6 Eier pro Gelege).

Weibchen M.

14. Januar. Junges Weibchen wird einer bereits längere Zeit in der Kälte (9° C) befindlichen Kultur entnommen, die aus der Freiburger Massenkultur herrührte, und isoliert (9° C).

15. Februar. 1. Kokon: 2 ♂♂ + 7 ♀♀

20. „ 2. „ 3 ♂♂ + 6 ♀♀

21. „ 3. „ 2 ♂♂ + 6 ♀♀

22. „ 4. „ 1 ♀

23. „ 5. „ 2 ♂♂ + 7 ♀♀

24. „ 6. „ 1 ♂ + 1 ♀

26. „ 7. „ 1 ♂ + 4 ♀♀

5. März. 8. „ 8 ♂♂ + 7 ♀♀

8. „ 9. „ 4 ♂♂ + 5 ♀♀

11. „ Weibchen abgestorben.

Das Weibchen wurde 57 Tage beobachtet und erzeugte innerhalb von 22 Tagen 9 Kokons mit 23 Männchen- und 44 Weibcheneiern. Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,91.

Kokongröße: 7,44 Eier (2,55 Männchen- und 4,89 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens M ist ganz ähnlich dem der Eier des vorhergehenden Weibchens, von einem Einfluß der Temperatur ist auch hier nichts zu bemerken. Die Kokongröße ist bei diesem Weibchen ganz auffallend groß, weder in den Normal- noch in den Wärmekulturen wurde jemals ein Weibchen mit auch nur annähernder Kokongröße beobachtet. Auch in dieser Hinsicht kann ich also die Angaben v. Malsens nicht bestätigen. Im Vergleich mit Weibchen L fällt weiterhin die große Produktivität und die rasche Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Weibchens M auf. Dieses brachte in 22 Tagen 67 Eier, jenes in 45 Tagen 48 Eier hervor.

Weibchen N.

23. Mai. Der 3. Kokon des Weibchens A der Münchener Rasse, enthaltend 1 Männchenei und 2 Weibcheneier, wird isoliert und in 11° C gebracht.

7. Juni. Das eine Weibchen ist ausgeschlüpft, das andere ist aus unbekannten Gründen kurz vor dem Ausschlüpfen abgestorben, das Männchen bleibt im Kokon.

12. Juni. Das Männchen ist innerhalb des Kokons abgestorben.
3. Juli. 1. Kokon: 2 ♀♀
5. „ 2. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
6. „ 3. „ 2 ♂♂ + 2 ♀♀
14. „ 4. „ 2 ♂♂ + 4 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
16. „ 5. „ 3 ♂♂ + 4 ♀♀
17. „ 6. „ 1 ♂ + 1 ♀
18. „ 7. „ 1 ♂ + 1 ♀ außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
27. „ 3 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
31. „ 4 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
1. August. Infolge Kriegsausbruches muß die Kultur aufgegeben werden.

Weibchen N brauchte in einer Temperatur von 11° C 15 Tage zur Entwicklung. Es wurde nach dem Ausschlüpfen 54 Tage beobachtet. Am 26. Tage nach dem Ausschlüpfen setzte es seinen ersten Kokon ab, der nur Weibcheneier (2) enthielt. Im ganzen erzeugte es 7 Kokons mit 10 Männchen- und 16 Weibcheneiern. Außerdem wurden noch 9 Weibcheneier ohne Kokon beobachtet. Wahrscheinlich wurden gleichzeitig mit diesen losen Weibcheneiern auch Männcheneier abgesetzt, die aber der Beobachtung entgangen sind. Bei Berechnung des Geschlechtsverhältnisses bleiben deshalb die freien Weibcheneier unberücksichtigt.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,6.

Kokongröße: 3,71 Eier (1,43 Männchen- und 2,28 Weibcheneier).

Auch hier entspricht das Geschlechtsverhältnis der Eier dem Geschlechtsverhältnis in den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (1 ♂ : 1,55 ♀♀), ein Einfluß der Temperatur fehlt gänzlich. Die Kokongröße ist wieder etwas geringer als in den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (4,82 Eier).

Weibchen O und P.

Zwei Schwestern des Weibchens N, die dem am 21. Mai abgelegten 2. Kokon des Weibchens A, enthaltend 1 Männchenei und

5 Weibcheneier, entstammten, sich ebenfalls in 11° C entwickelten und am gleichen Tage ausschlüpfen wie Weibchen N (7. Juni; sie brauchten also 17 Tage zur Entwicklung), blieben sehr wahrscheinlich unbegattet, ihr Verhalten entsprach ganz dem unbegattet gebliebener Weibchen. Erst am 54. Tage nach dem Ausschlüpfen, am 31. Juli, setzten die beiden Weibchen ihre ersten Kokons ab. Der Kokon des Weibchens O enthielt 5 Männchen- und 8 Weibcheneier, der Kokon des Weibchens P 7 Männchen- und 13 Weibcheneier, beide auffallend große Kokons. Leider machte der am 1. August ausbrechende Krieg den Beobachtungen ein Ende. Für die Eier des Weibchens O wäre das Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,6, für die des Weibchens P: ♂ : ♀ = 1 : 1,86. Da es sich indessen in beiden Fällen nur um einen Kokon handelt, läßt sich dieses Resultat kaum verwerten.

Meine sonstigen Beobachtungen über das Verhalten der Weibchen in der Kälte stimmen mit denen v. Malsens überein. Die allgemeine Lebensenergie der Tiere wird stark herabgesetzt. Die natürliche Lebhaftigkeit der Weibchen sinkt, sie werden viel langsamer, träger in ihren Bewegungen. Die Entwicklung wird verzögert, die ausgeschlüpfen Weibchen wachsen langsamer, sie werden später geschlechtsreif und pflanzen sich weniger rasch fort als in höheren Temperaturen. Auf die Geschlechtsbestimmung aber ist die Kälte ohne jeden Einfluß. Die folgende Tabelle gibt nochmals einen Ueberblick über die Kältekulturen, die Resultate der Normalkulturen sind zum Vergleich beigelegt.

Münchener Rasse.

Geschlechtsverhältnis		Durchschnittliche Kokongröße
A. Kulturen bei Zimmertemperatur (18° C).		
I. Massenkulturen	♂ : ♀ = 1 : 1,19	0,99 ♂ + 1,17 ♀♀ = 2,16 Eier
II. Einzelkulturen	♂ : ♀ = 1 : 1,55	1,92 ♂♂ + 2,9 ♀♀ = 4,82 „
B. Kältekulturen (10° C).		
Einzelkulturen.		
Weibchen N.	♂ : ♀ = 1 : 1,6	1,43 ♂♂ + 2,28 ♀♀ = 3,71 Eier
„ O.	♂ : ♀ = 1 : 1,6	—
„ P.	♂ : ♀ = 1 : 1,86	—

Freiburger Rasse.

Geschlechtsverhältnis		Durchschnittliche Kokongröße
A. Kulturen bei Zimmertemperatur (18° C).		
I. Massenkultur	♂ : ♀ = 1 : 1,73	1,09 ♂♂ + 1,89 ♀♀ = 2,98 Eier
II. Einzelkulturen	♂ : ♀ = 1 : 1,95	1,78 ♂♂ + 3,32 ♀♀ = 5,1 „
B. Kältekulturen (10° C).		
Einzelkulturen.		
Weibchen L.	♂ : ♀ = 1 : 2	1,45 ♂♂ + 2,91 ♀♀ = 4,36 Eier
„ M.	♂ : ♀ = 1 : 1,91	2,55 ♂♂ + 4,89 ♀♀ = 7,44 „

11. Das Geschlechtsverhältnis in den Wärmekulturen.

Dinophilus in höheren Temperaturen zu züchten, bereitet manche Schwierigkeiten. Insbesondere ist es fast unmöglich, Weibchen längere Zeit bei hoher Temperatur in Einzelkultur zu halten. Auch v. Malsen gibt an, daß seine Wärmekulturen stets von kurzer Dauer waren. „In den Uhrschildchen starben die Tiere in der Regel schon nach drei bis vier Tagen. Nur in größeren Gefäßen gelang es mir, zwei Kulturen längere Zeit zu erhalten.“ Die eine der beiden Kulturen — es handelt sich um Massenkulturen — lebte 22, die andere 24 Tage. Ein Uebelstand, gegen den sich kaum mit Erfolg ankämpfen läßt, ist das Ueberhandnehmen von Bakterien und Pilzen in den Wärmekulturen. Mit dem Futter für die Weibchen, dem faulenden Muschelfleisch, schafft man gleichzeitig den Bakterien und Pilzen den besten Nährboden, und schon nach wenigen Tagen überwuchern diese in der Regel alles, und wenn nicht die Weibchen selbst so fallen ihnen doch meistens deren Kokons zum Opfer, die vollständig verpilzen. Man kann das Ueberhandnehmen der Pilze dadurch eindämmen, daß man Kulturgefäße und Wasser möglichst oft wechselt, aber bei der Schnelligkeit, mit der sich die Pilze in der Wärme vermehren, läßt sich das Uebel auch so nicht vollständig beseitigen. In Einzelkulturen, d. h. bei Verwendung von Schalen mit nur ganz wenig Wasser, kommt als weiterer Uebelstand hinzu, daß sich die Konzentration des Wassers durch Verdunsten rasch ändert. Aber selbst wenn es gelingt, alle diese schädigenden äußeren Einflüsse von den Weibchen fern zu halten, so ist das Gelingen der Experimente doch dadurch sehr in Frage gestellt, daß die Weibchen selbst in der hohen Temperatur nicht nur viel empfindlicher gegen Schädigungen von außen werden,

sondern häufig auch aus inneren Ursachen pathologisch werden und absterben. Die hohe Temperatur äußert sich zunächst darin, daß die Lebhaftigkeit der Tiere stark zunimmt, sie schwimmen unruhig und unstet umher. Ihre Entwicklung geht viel rascher vor sich, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit steigt. Die hohe Temperatur hat indessen nicht nur diese einfache Beschleunigung der sämtlichen Lebensfunktionen der Tiere zur Folge, sie wirkt sehr bald schädigend auf den Organismus ein. „Eine äußerst auffallende Folgeerscheinung der Wärme“, schreibt v. Malsen, „war das häufige Vorkommen von Weibchen, deren ganzer Leib vom After bis zum Schlund so sehr mit Eiern angefüllt war, daß der Kopf des Tieres nur mehr als ganz kleines Pünktchen gegenüber dem ungeheuer angeschwollenen Leibe erschien, der Darm aber bis zur Unsichtbarkeit zusammengepreßt war. Diese Tiere reagierten zwar noch durch schwache Regungen auf Berührungen mit der Präpariernadel, waren im übrigen aber unfähig, sich zu bewegen und gingen bald ein.“ Ich selbst machte ganz die gleiche Beobachtung. Es ist kaum möglich, ein Weibchen in der Wärme so lange lebensfähig zu halten, bis es eines natürlichen Alterstodes stirbt. Ich hoffe indessen, wenn mir eine Fortführung meiner experimentellen Untersuchungen möglich ist, auch die Resultate der Wärmeeperimente noch auf eine breitere Basis stellen zu können, als ich es bisher konnte. Ich begnüge mich hier mit der Mitteilung der Resultate zweier Wärmekulturen.

Es sei noch bemerkt, daß die Wärmekulturen im Thermostaten, ebenso wie die v. Malsens, bei durchschnittlich 25 ° C geführt wurden. Von den Normal- und den Kältekulturen unterschieden sich die Wärmekulturen noch insofern, als sie im Dunkeln (die andern im Halbdunkel) gehalten wurden. Auf die Fortpflanzung der Tiere haben indessen die verschiedenen Beleuchtungsverhältnisse, wie eigens angestellte Experimente ergaben, keinen Einfluß, bei Zimmertemperatur verhielten sich die Weibchen in völliger Dunkelheit ebenso normal wie im Halbdunkel.

W e i b c h e n R.

5. März. Junges Weibchen aus der Freiburger Massenkultur (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird isoliert und zunächst in 19 °, dann (nach einigen Tagen) in 21 ° und schließlich in 25 ° C gebracht.

10. März.	1. Kokon:	1 ♂	+	2 ♀♀
12. „	2. „	3 ♂♂	+	2 ♀♀
13. „	3. „	3 ♂♂	+	2 ♀♀
14. „	4. „	1 ♂	+	4 ♀♀
16. „	5. „	1 ♂	+	2 ♀♀
17. „	Weibchen abgestorben.			

Weibchen R wurde 13 Tage beobachtet und erzeugte innerhalb von 7 Tagen 5 Kokons mit 9 Männchen- und 12 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,33.

Kokongröße: 4,2 Eier (1,8 Männchen- und 2,4 Weibcheneier).

Das Weibchen gehörte zur Freiburger Rasse, deren Geschlechtsverhältnis in den Einzelkulturen war: 1 ♂ : 1,95 ♀♀ und in den Massenkulturen: 1 ♂ : 1,73 ♀♀. Hier wäre also in der Wärme in der Tat eine, wenn auch nur schwache, Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männcheneier eingetreten. Die Verschiebung ist indessen nur eine *scheinbare*. Wäre das Weibchen nicht nach Ablage seines 5. Kokons den schädigenden Einflüssen der hohen Temperatur zum Opfer gefallen, so wäre das Geschlechtsverhältnis wahrscheinlich ein ganz ähnliches gewesen wie in den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur und in der Kälte. Die *ersten* Kokons eines in hoher Temperatur gezüchteten Weibchens enthalten nämlich häufig eine größere Zahl von Männcheneiern als gewöhnlich. Die Wärme läßt anscheinend die Männcheneier im jungen Weibchen rascher zur Reife kommen als die Weibcheneier. Später gleicht sich dann aber das Geschlechtsverhältnis wieder aus, d. h. die späteren Kokons enthalten eine verhältnismäßig größere Zahl von Weibcheneiern. Die folgende Wärmekultur illustriert dies.

Um das frühzeitige Absterben der Weibchen nach Möglichkeit zu vermeiden, wurden mehrere Weibchen (12) in eines der auf Seite 27 beschriebenen 8 cm hohen rechteckigen Gläser gebracht, dieses mit Wasser ganz gefüllt und die Oeffnung durch eine Glasplatte mittels Vaseline dicht verschlossen. Das Geschlechtsverhältnis wurde dann in der Weise festgestellt, daß das Glas unter das Mikroskop gelegt und die an den Wänden befestigten Kokons durchmustert wurden. Es ist dies die Kulturmethode, die *v. Malsen* bei seinen Experimenten anwandte. Ich selbst machte nur ganz selten davon Gebrauch, denn eine wirklich exakte Feststellung

des Geschlechtsverhältnisses ist auf diese Weise nicht möglich; man übersieht sehr leicht Männcheneier.

10. Juni. 12 geschlechtsreife Weibchen werden der Freiburger Massenkultur entnommen und in den Thermostaten in 23°, später 25° C gebracht.
15. „ Die Weibchen haben eine größere Anzahl Kokons abgesetzt, Geschlechtsverhältnis wie in der Massenkultur bei Zimmertemperatur (1 ♂: 1,73 ♀♀). Die Weibchen werden aus der Kultur entfernt.
17. „ Zahlreiche junge Weibchen sind ausgeschlüpft, sie haben höchstens 7 Tage zu ihrer Entwicklung gebraucht.
23. „ Die jungen Weibchen haben zahlreiche Kokons abgesetzt. 61 Kokons enthalten 162 Eier, und zwar:
- | | | |
|------------|---------------|---------------|
| 24 Kokons: | 1 ♂ + 2 ♀♀ = | 24 ♂♂ + 48 ♀♀ |
| 19 „ | 1 ♂ + 1 ♀ = | 19 ♂♂ + 19 ♀♀ |
| 6 „ | 1 ♂ + 3 ♀♀ = | 6 ♂♂ + 18 ♀♀ |
| 6 „ | 1 ♀ = | 6 ♀♀ |
| 2 „ | 3 ♀♀ = | 6 ♀♀ |
| 1 „ | 1 ♂ + 4 ♀♀ = | 1 ♂ + 4 ♀♀ |
| 1 „ | 3 ♂♂ + 3 ♀♀ = | 3 ♂♂ + 3 ♀♀ |
| 1 „ | 2 ♂♂ + 1 ♀ = | 2 ♂♂ + 1 ♀ |
| 1 „ | 2 ♀♀ = | 2 ♀♀ |

61 Kokons = 55 ♂♂ + 107 ♀♀

Geschlechtsverhältnis: ♂: ♀ = 1: 1,95.

Kokongröße: 2,65 Eier (0,9 Männchen- und 1,75 Weibcheneier).

30. „ 15 weitere Kokons enthalten 32 Eier, und zwar:
- | | | |
|-----------|--------------|-------------|
| 5 Kokons: | 1 ♀ = | 5 ♀♀ |
| 4 „ | 1 ♂ + 1 ♀ = | 4 ♂♂ + 4 ♀♀ |
| 3 „ | 1 ♂ + 2 ♀♀ = | 3 ♂♂ + 6 ♀♀ |
| 2 „ | 1 ♂ + 3 ♀♀ = | 2 ♂♂ + 6 ♀♀ |
| 1 „ | 2 ♀♀ = | 2 ♀♀ |

15 Kokons = 9 ♂♂ + 23 ♀♀.

Geschlechtsverhältnis: ♂: ♀ = 1: 2,56.

Kokongröße: 2,13 Eier (0,6 Männchen- und 1,53 Weibcheneier).

Die in den ersten 7 Tagen nach dem Ausschlüpfen der jungen Weibchen abgesetzten Kokons wiesen somit wesentlich mehr Männcheneier auf als die in der nächsten Woche erzeugten. Betrachtet man die in den 14 Tagen abgesetzten Kokons in ihrer Gesamtheit, so ergibt sich ein Geschlechtsverhältnis von:

$$\text{♂} : \text{♀} = 1 : 2,03.$$

Dieses Geschlechtsverhältnis entspricht ungefähr dem der Eier des der gleichen Rasse angehörenden, in Zimmertemperatur gezüchteten Weibchens G und des in der Kälte gezüchteten Weibchens L (1 ♂:2 ♀♀). Eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses hat also in der Wärme ebenso wenig stattgefunden wie in der Kälte. v. Malsen gibt an, daß in der Kälte die Zahl der männlichen Geburten steigt. Wenn wir das Geschlechtsverhältnis in dieser Wärmekultur mit dem der Freiburger Massenkultur (1 ♂:1,73 ♀♀) oder dem der gesamten Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (1 ♂:1,95 ♀♀) vergleichen, so ließe sich eher noch ein Steigen der Zahl der weiblichen Geburten daraus entnehmen. Da indessen die bei dieser Kultur ausnahmsweise angewandte Methode zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses leicht zu einer etwas geringeren Zahl von Männcheneiern führt, als in Wirklichkeit vorhanden sind, ist auf diese geringe Differenz kein Wert zu legen.

Die durchschnittliche Kokongröße sämtlicher Kokons der Wärmekultur beträgt 2,55 Eier (0,84 Männchen- und 1,71 Weibcheneier). Das bedeutet allerdings ein Sinken der Kokongröße gegenüber der Massenkultur (2,98 Eier) und erst recht gegenüber den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (5,1 Eier). Es ist aber dieses Sinken der Kokongröße wohl weniger auf Rechnung der erhöhten Temperatur als vielmehr auf die in dieser Wärmekultur ebenso wie in der Massenkultur schlechteren Ernährungsverhältnisse zu setzen. Daß unter günstigen Ernährungsverhältnissen auch bei hoher Temperatur große Kokons erzeugt werden, zeigt ja Weibchen R, dessen Kokons durchschnittlich 4,2 Eier enthielten.

Wie sind nun aber die hiervon gänzlich abweichenden Resultate v. Malsens zu erklären? Man könnte zunächst daran denken, daß v. Malsens Rasse, die, nach Geschlechtsverhältnis und Kokongröße in den Normalkulturen zu urteilen, vielleicht mit meiner zweiten Münchener Rasse identisch sein könnte, äußeren Bedingungen gegenüber stärker reagierte als die anderen Rassen.

Die Möglichkeit, hierdurch die Unterschiede in unseren Ergebnissen zu erklären, muß zugegeben werden. Für wahrscheinlich halte ich indessen diese Annahme nicht. Ich habe bereits im ersten Kapitel (Seite 27 f.) ausgeführt, daß die Art und Weise der Kulturführung und die Methode, die v. Malsen zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses anwandte, gänzlich ungenügend sind. Auch im übrigen läßt sich gegen die Experimente mancher Einwand erheben. So will v. Malsen mit Tabelle 4 die Zunahme der relativen Zahl der weiblichen Geburten mit dem Sinken der Temperatur beweisen. Die Zuverlässigkeit der Methoden vorausgesetzt würde aber die Tabelle beim Sinken der Temperatur von 18° auf 12,5° allerdings eine außerordentlich starke Zunahme der Weibcheneier innerhalb von 3 Wochen (7. September: 1 ♂: 2 ♀♀, 28. September: 1 ♂: 4,3 ♀♀), dann indessen, bei weiterem Sinken der Temperatur auf 9°, innerhalb von 12 Tagen wieder eine starke Abnahme der Weibcheneier (10. Oktober: 1 ♂: 3,4 ♀♀) demonstrieren. In der einen Wärmekultur (Tabelle 5) fand v. Malsen ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♂: 1,3 ♀♀, in der anderen (Tabelle 6) von 1 ♂: 2,1 ♀♀. Wenn man die beiden Kulturen zusammennimmt, wie es v. Malsen (Tabelle 7) tut, erhält man ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♂: 1,7 ♀♀, und das bedeutet allerdings den Normalkulturen gegenüber (1 ♂: 2,4 ♀♀) eine Verschiebung zugunsten der Männchen. In Wirklichkeit aber ist, wieder die Zuverlässigkeit der Methoden vorausgesetzt, die Verschiebung nur in der einen Wärmekultur eingetreten; 2,1 Weibchen auf 1 Männchen statt 2,4 Weibchen kann kaum als Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bezeichnet werden.

Uebrigens schränkt v. Malsen seine Resultate selbst insofern ein, als er sagt: „Der Einfluß der Temperatur auf Geschlechtsverhältnis und Geschlechtstätigkeit ist am bedeutendsten während der ersten drei bis vier Tage ihrer Einwirkung. Im Laufe länger dauernder Kulturen scheint der Organismus allmählich wieder ins Gleichgewicht zu kommen.“ Das stimmt ganz mit meinen Beobachtungen überein. Falls sich überhaupt ein Einfluß der Temperatur zeigt, ist dieser nur vorübergehend und Folge einer verschiedenen Beeinflussung der Männchen- und Weibcheneier. Daß sich auch in den „am längsten dauernden Kulturen immer noch ein merkbarer Unterschied gegen normale Verhältnisse“ zeigt, wie v. Malsen angibt, widerspricht meinen Erfahrungen.

Nach v. Malsens weiteren Darlegungen beeinflußt aber die

Temperatur überhaupt gar nicht direkt das Geschlecht, sondern es ist nach seiner Ansicht die in den verschiedenen Temperaturen verschiedene Ernährung, die als geschlechtsbestimmender Faktor wirkt. In der Wärme steigert sich die Geschlechtstätigkeit der Weibchen. Die Umwandlung der gefressenen Nahrung in Nährsaft wird zwar in der Wärme ebenfalls beschleunigt, aber, so schließt v. Malsen, nicht in demselben Grade, und so können den sich rapide vermehrenden Ovogonien nicht so viele Nährstoffe zugeführt werden, wie sie zu ihrem Heranwachsen brauchen. Die Ovogonien werden daher „nicht alle schnell genug die Verschmelzungsgröße erreichen können. Es wird immer nur eine kleine Anzahl zu gleicher Zeit zur Verschmelzung bereit sein. Es treten deshalb häufiger als sonst nur wenige Ovogonien zu einer Ovocyte zusammen und wir erhalten öfter als normal ein kleines männliches Ei, anstatt eines großen, dotterreichen weiblichen Eies.“ Umgekehrt soll es in der Kälte sein. „Infolge der allgemein herabgeminderten Geschlechtstätigkeit geht die Teilung der Primordialzellen langsamer vor sich, es treten nur verhältnismäßig wenig Eikeime in das Ovarium über. Für ihr Heranwachsen ist reichlich Nahrung vorhanden. Da auch die Eiablage nur mit großen Pausen vonstatten geht, haben viele Ovogonien Zeit, zu einer Ovocyte zu verschmelzen. Es werden also vorzugsweise große weibliche Eier gebildet.“

Um die Richtigkeit seiner Schlüsse zu erweisen, führt v. Malsen dann noch die Ergebnisse zweier Hungerkulturen an. Denn wenn es die verschiedenen Ernährungsverhältnisse sind, die in den verschiedenen Temperaturen das Geschlecht bestimmen, so müssen bei gleicher Temperatur und verschiedener Ernährung ähnliche Resultate sich erzielen lassen wie mit den verschiedenen Temperaturen bei gleicher Ernährung. v. Malsen kam in der Tat zu diesem Ergebnis. Hunger bei normaler Temperatur wirkte ebenso wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung, d. h. bei normaler Temperatur hungernde Weibchen erzeugten verhältnismäßig wenig Weibchen (1 ♂: 1,7 ♀♀). Und Hunger bei niedriger Temperatur wirkte ebenso wie normale Temperatur bei normaler Ernährung, Hunger paralyisiert die Kältewirkung, d. h. in der Kälte hungernde Weibchen erzeugten nicht mehr Weibchen als normal (1 ♂: 2,5 ♀♀). v. Malsen kommt infolgedessen zu dem Endergebnis: „Das Geschlecht der Nachkommen hängt in erster Linie ab von der Nahrungsaufnahme der sich bildenden Ovo-

cyten im mütterlichen Leibe. Die Nahrungsaufnahme aber kann günstig oder ungünstig durch die äußere Temperatur beeinflusst werden.“

Nun habe ich selbst ja auch die Ernährung als einen Faktor erkannt, der modifizierend auf das Geschlechtsverhältnis des *Dinophilus* einwirken kann. Die Nahrungsaufnahme hat aber nach meinen Untersuchungen bei weitem nicht die Bedeutung, die v. Malsen ihr zuschreibt, und überdies geht nach meiner Ansicht die Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses ganz anders vor sich, als v. Malsen es sich vorstellt. Seine Erklärung kann schon deshalb nicht richtig sein, weil die von ihm gemachten Voraussetzungen betreffend die Eibildung nicht zutreffend sind. Wie ich selbst mir die Wirkung äußerer Faktoren auf das Geschlechtsverhältnis der Eier bei *Dinophilus* vorstelle, darüber Weiteres im allgemeinen Teil.

12. Das Verhalten unbegattet gebliebener Weibchen.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir wiederholt von Weibchen gesprochen, die sehr wahrscheinlich unbegattet geblieben sind, trotzdem aber Männchen- und Weibcheneier hervorbrachten (Weibchen H, O und P). Um sicher unbegattete Weibchen zu bekommen und deren weiteres Verhalten studieren zu können, wurden Kokons, die ausschließlich Weibcheneier enthielten, isoliert und aus diesen Eiern Weibchen gezüchtet. Ich lasse die Lebensgeschichte einiger dieser Weibchen folgen.

Weibchen S.

- | | |
|----------|--|
| 4. Mai. | Aus Münchener Massenkultur (1 ♂: 1,3 ♀♀) wird Kokon mit nur einem Weibchenei isoliert. |
| 11. „ | Das Weibchen schlüpft aus. |
| 25. „ | 1. Kokon: 2 ♂♂ + 1 ♀ |
| 26. „ | 2. „ 2 ♀♀ |
| 7. Juni. | 3. „ 1 ♀ |
| 10. „ | 4. „ 1 ♂ + 1 ♀ |
| 30. „ | 5. „ 2 ♂♂ + 2 ♀♀ |
| 3. Juli. | Weibchen abgestorben. |

14 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte Weibchen S seinen ersten Kokon ab, innerhalb von 37 Tagen erzeugte es 5 Kokons mit 5 Männchen- und 7 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂: ♀ = 1: 1,4.

Kokongröße: 2,4 Eier (1 Männchenei und 1,4 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis entspricht ungefähr dem der übrigen Einzelkulturen dieser Rasse (1 ♂: 1,55 ♀), die Kokongröße ist wesentlich geringer (in den übrigen Einzelkulturen: 4,82 Eier), doch ist sie größer als in den Massenkulturen (2,16 Eier). Alle aus den Eiern des Weibchens S hervorgehenden Embryonen starben im Laufe der Entwicklung ab.

Weibchen T.

13. Juni. Aus einer Massenkultur der Freiburger Rasse (1 ♂: 1,73 ♀) wird ein Kokon isoliert, der nur ein Weibchenei (bzw. Embryo) enthält.

20. „ Das Weibchen schlüpft aus.

3. Juli. 1. Kokon: 3 ♀♀

16. „ 2. „ 3 ♂♂ + 7 ♀♀

18. „ 3. „ 2 ♂♂ + 4 ♀♀

19. „ 4. „ 2 ♀♀

20. „ 5. „ 1 ♀

21. „ 6. „ 1 ♂ + 3 ♀♀

23. „ 7. „ 3 ♂♂ + 3 ♀♀

25. „ 8. „ 3 ♀♀

27. „ 9. „ 8 ♂♂ + 6 ♀♀

29. „ 10. „ 3 ♂♂ + 3 ♀♀

31. „ 11. „ 5 ♀♀

1. August. Die Kultur muß wegen Kriegsausbruches aufgegeben werden.

13 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte Weibchen T seinen ersten Kokon ab, innerhalb von 29 Tagen erzeugte es 11 Kokons mit 20 Männchen- und 40 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂: ♀ = 1: 2.

Kokongröße: 5,46 Eier (1,82 Männchen- und 3,64 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis entspricht ungefähr dem der übrigen Einzelkulturen dieser Rasse (1 ♂: 1,95 ♀), ebenso die Kokongröße (in den übrigen Einzelkulturen: 5,1 Eier). Alle aus den Eiern des

Weibchens T hervorgehenden Embryonen starben im Laufe der Entwicklung ab.

Weibchen U.

13. Juni. Aus einer Massenkultur der Freiburger Rasse (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird ein Kokon isoliert, der nur ein Weibchenei (bzw. Embryo) enthält.
21. „ Das Weibchen schlüpft aus.
6. Juli. 1. Kokon: 2 ♀♀
8. „ 2. „ 2 ♀♀
12. „ 3. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
15. „ 4. „ 2 ♀♀
17. „ 5. „ 1 ♂ + 1 ♀
19. „ 6. „ 1 ♂ + 2 ♀♀
20. „ 7. „ 3 ♀♀
24. „ 8. „ 3 ♂♂ + 2 ♀♀
29. „ 9. „ 4 ♂♂ + 3 ♀♀
31. „ 10. „ 1 ♂ + 1 ♀

1. August. Die Kultur muß wegen Kriegsausbruches aufgegeben werden.

15 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte Weibchen U seinen ersten Kokon ab, innerhalb von 26 Tagen erzeugte es 10 Kokons mit 11 Männchen- und 20 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂: ♀ = 1: 1,82.

Kokongröße: 3,1 Eier (1,1 Männchen- und 2 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis entspricht wieder ungefähr dem der übrigen Einzelkulturen dieser Rasse (1 ♂: 1,95 ♀♀), die Kokongröße ist geringer (in den übrigen Einzelkulturen: 5,1 Eier), doch ist sie größer als in der Massenkultur (2,98 Eier). Auch die aus den Eiern des Weibchens U hervorgehenden Embryonen starben sämtlich im Laufe der Entwicklung ab.

Weibchen V.

4. Mai. Aus Münchener Massenkultur (1 ♂: 1,3 ♀♀) wird Kokon mit nur einem Weibchenembryo isoliert.
5. „ Das Weibchen schlüpft aus.

28. Mai. Das Weibchen ist abgestorben, fast ohne gewachsen zu sein.

Weibchen V starb am 23. Tage nach dem Ausschlüpfen, ohne seine Geschlechtsreife erlangt zu haben. Das langsame Wachstum ist eine bei unbegattet gebliebenen Weibchen sehr häufig zu beobachtende Erscheinung.

Wie bei manchen anderen Tieren (siehe z. B. Klatt 1913, Nachtsheim 1915), so besteht auch bei *Dinophilus* die Begattung offenbar nicht lediglich in der Uebertragung von Sperma auf das Weibchen. Die Begattung übt auf das ganze Tier einen Einfluß aus. Ob dieser Einfluß von den Spermien direkt ausgeht, oder ob mit dem Sperma irgendwelche Stoffe übertragen werden, die wachstumsfördernd wirken, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls wächst, wie gesagt, das unbegattet gebliebene Weibchen in der Regel viel langsamer als das begattete und wird infolgedessen später geschlechtsreif als dieses. Zwei sehr wahrscheinlich unbegattet gebliebene Weibchen, die dem 2. Kokon des Weibchens A der Münchener Rasse mit 1 Männchenei und 5 Weibcheneiern entstammten, setzten beide erst am 54. Tage nach dem Ausschlüpfen ihre ersten Kokons ab, die beide sehr groß waren; der Kokon des einen Weibchens enthielt 7 Männchen- und 13 Weibcheneier, der des anderen 5 Männchen- und 8 Weibcheneier. Die weitere Beobachtung der beiden Weibchen machte leider der Ausbruch des Krieges unmöglich. Häufig ist es schwer, das jungfräuliche Weibchen überhaupt zur Geschlechtsreife zu bringen, es ist viel hinfälliger als das begattete und geht oft vorzeitig zugrunde. Hat das Weibchen die Geschlechtsreife erreicht, so werden Männchen- und Weibcheneier in normalen Verhältnissen abgesetzt, auf die Geschlechtsbestimmung ist die Begattung ohne Einfluß. Oefters geht indessen die Kokonbildung nicht in der normalen Weise vor sich, es werden Eier ohne Gallerthülle abgesetzt (Weibchen H), eine Erscheinung, die bei normal begatteten Weibchen bisweilen in vorgerücktem Alter zu beobachten ist.

Die unbesamt abgesetzten Eier beginnen sich fast alle parthenogenetisch zu entwickeln, schon sehr bald aber schlägt die Entwicklung anormale Bahnen ein, die früher oder später zum Absterben der Embryonen führen. Schon die Furchung ist meist pathologisch. Der Zusammenhalt der einzelnen Blastomeren erscheint gelockert, diese zeigen häufig die Tendenz auseinanderzufallen. Bereits auf

diesem Stadium gehen viele zugrunde. Bisweilen entstehen aber auch fast voll entwickelte Individuen, die indessen ebenfalls alle mehr oder weniger pathologisch sind. Ich beobachtete die sonderbarsten Monstra, so Tiere mit zwei Köpfen (vier Augen); diese Doppelbildung hat offenbar auch ihre Ursache in dem gelockerten Zusammenhalt der Teile des parthenogenetischen Embryos. Obwohl diese Individuen im Kokon rotierten, waren sie doch nicht imstande, die Kokonhülle zu durchbrechen, sie starben alle innerhalb des Kokons ab. Junge lebensfähige Weibchen erhielt ich niemals aus unbefruchteten Eiern.

In der Einleitung war bereits von den Untersuchungen de Beauchamps (1910, 1912) die Rede, der ebenfalls *Dinophilus* parthenogenetisch züchtete und durch seine Beobachtungen den Beweis für die Haltlosigkeit der Shearerschen Anschauungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* erbrachte. de Beauchamp erhielt jungfräuliche Weibchen dadurch, daß er in den Kokons die Männcheneier abtötete und nur die Weibcheneier sich entwickeln ließ. Seine Beobachtungen über das Verhalten der unbegatteten Weibchen stimmen im wesentlichen mit meinen Beobachtungen überein, doch war de Beauchamp insofern erfolgreicher bei seinen Versuchen, als er aus unbefruchteten Weibcheneiern junge Weibchen zu züchten vermochte, die sich wieder parthenogenetisch vermehrten, und auf diese Weise konnte er mehrere parthenogenetische Generationen beobachten. Die parthenogenetische Fortpflanzung hat indessen mannigfache Mißbildungen im Gefolge, die schließlich, spätestens nach drei bis vier Generationen, zum Aussterben der parthenogenetischen Linien führen. Eine häufige Mißbildung ist nach de Beauchamp die Vermehrung der Augenzahl, eine Beobachtung, die mit meinen übereinstimmt. Die Geschlechtsorgane der parthenogenetischen Tiere kommen vielfach nicht zur Entwicklung oder degenerieren nachträglich, die Entwicklung verzögert sich und sistiert schließlich ganz.

Es scheint, daß verschiedene Rassen von *Dinophilus* sich hinsichtlich der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung verschieden verhalten. Seine ersten Untersuchungen (1910) führte de Beauchamp an Tieren aus, die aus dem Aquarium der Zoologischen Station in Roscoff stammten. An dieser Rasse wurden die obigen Beobachtungen gemacht. Zu seinen späteren Experi-

menten (1912) benutzte er Material aus der Zoologischen Station in Monaco. Aus den unbefruchteten Eiern dieser letzteren Rasse erhielt er nur in ein oder zwei Fällen lebensfähige Individuen. Während er auf Grund seiner ersten Beobachtungen glaubte annehmen zu sollen, die Parthenogenese spiele im Lebenszyklus des *Dinophilus* eine normale Rolle, sieht er sich durch seine weiteren Beobachtungen gezwungen, diese Ansicht wieder aufzugeben. Nach natürlicher Parthenogenese bei *Dinophilus* überhaupt zu suchen, wurde de Beauchamp wohl durch die Verwandtschaft des *Dinophilus* mit den Rotatorien veranlaßt. Bei den sich parthenogenetisch fortpflanzenden Rotatorien liegen aber doch ganz andere biologische Verhältnisse vor, aus denen sich die Existenz der Parthenogenese erklärt (siehe den allgemeinen Teil). Daß *Dinophilus* sich in der freien Natur nur zweigeschlechtlich fortpflanzt, kann heute als sicher gelten.

Allgemeiner Teil.

1. Der Modus der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus*.

Hinsichtlich des Zeitpunktes, in dem das Geschlecht eines Organismus endgültig bestimmt wird, ergeben sich drei Möglichkeiten ¹⁾. Die Geschlechtsbestimmung kann vor der Befruchtung (progam) erfolgen, sie kann mit der Befruchtung (syngam) stattfinden, und sie kann schließlich erst nach der Befruchtung (epigam oder metagam), im Laufe der Embryonalentwicklung, vor sich gehen. Der heutige Stand unserer Kenntnisse über die geschlechtsbestimmenden Ursachen erlaubt uns zu sagen, daß bei der großen Mehrzahl der Organismen das Geschlecht des jungen Tieres mit dem Moment der Befruchtung definitiv festgelegt ist, die syngame Geschlechtsbestimmung ist als der normale Geschlechtsvererbungsmodus zu betrachten. Wir wissen heute, daß bei den meisten Tieren die Keimzellen bereits eine bestimmte geschlechtliche Tendenz besitzen, und daß bei der Befruchtung das Geschlecht durch das Zusammentreffen und Zusammenwirken bestimmter Chromosomen, der Geschlechtschromosomen, festgelegt wird. Das eine

¹⁾ Wenigstens bei den Tieren. Bei den Pflanzen mit Generationswechsel liegen die Verhältnisse etwas komplizierter.

Geschlecht ist heterogametisch, es bildet zwei Sorten von Keimzellen, männchenbestimmende und weibchenbestimmende, während die Keimzellen des anderen Geschlechtes, des homogametischen, sämtlich die gleiche Tendenz haben. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung ist ein alternativer, er erinnert an die Rückkreuzung eines F_1 -Bastardes mit dem rezessiven P_1 -Individuum, d. h. an die Kreuzung eines Heterozygoten mit einem Homozygoten. Ob das männliche oder das weibliche Geschlecht das heterogametische ist, ist im Prinzip gleichgültig. Tatsächlich scheint die Heterogametie des männlichen Geschlechtes die Regel zu sein, nur für eine Gruppe ist bisher eine Heterogametie des weiblichen Geschlechtes mit Sicherheit nachgewiesen worden, für die Schmetterlinge (Seiler 1914, Doncaster 1914). Bei Heterogametie des männlichen Geschlechtes hat das Männchen in der Regel ein Minus an Chromatinsubstanz im Vergleich zum Weibchen, es hat z. B. nur ein Geschlechts- oder X-Chromosom, während für das Weibchen der Besitz von zwei X charakteristisch ist. Jedes Ei erhält dann ein X, die eine Hälfte der Spermatozoen erhält ebenfalls eines, die andere Hälfte aber keines. Treffen bei der Befruchtung zwei X zusammen, so entsteht ein Weibchen, bleibt das X des Eies ohne Partner, so geht ein Männchen aus dem Ei hervor. Bei Heterogametie des weiblichen Geschlechtes ist es umgekehrt, zwei X ergeben ein Männchen, ein X ein Weibchen ¹⁾.

Im allgemeinen pflegt man bei Existenz zweier hinsichtlich ihres Chromosomenbestandes verschiedener Sorten von Eiern, männchenbestimmender und weibchenbestimmender, von pro-ga-mer Geschlechtsbestimmung zu sprechen. Haecker (1912) geht sogar noch weiter und nennt auch bei Vorhandensein zweier Sorten von Spermatozoen die Geschlechtsbestimmung pro-gam. Diese bezeichnet er als arrheno-progame, jene als thelyo-progame Bestimmung. In Anbetracht der prinzipiellen Gleichheit der beiden Fälle erscheint es mir jedenfalls höchst unzweckmäßig, einmal von progamer, im anderen Falle von syngamer Bestimmung zu sprechen, und was die Anwendung der Bezeichnung progam oder syngam anbetrifft, so

¹⁾ Inwieweit diese hier als grob quantitative Bestimmung vorgetragene Anschauung auch eine qualitative ist, und inwieweit sie sich mit einer mendelistischen Auffassung der Geschlechtsbestimmung in Einklang bringen läßt, lassen wir unerörtert.

hat bereits Correns (Correns-Goldschmidt 1913) darauf hingewiesen, daß die Geschlechtsbestimmung progam und syngam zugleich ist; er nennt sie diploprogam. Meines Erachtens sollte man aber die Bezeichnung progam auf die Fälle beschränken, in denen das Geschlecht bereits im wachsenden Ei oder noch früher, jedenfalls aber vor der Reifung, unabhängig vom Chromosomenbestand, festgelegt wird. Da die definitive Bestimmung des Geschlechtes des zukünftigen Tieres beim Geschlechtschromosomentypus mit der Befruchtung erfolgt, so sind wohl die Bezeichnungen arrhenosyngame Bestimmung bei männlicher Heterogametrie und thelyo-syngame Bestimmung bei weiblicher Heterogametrie am meisten angebracht.

Als eine Modifikation des Geschlechtschromosomentypus ist der von R. Hertwig (1912) als Hymenopterentypus bezeichnete Modus der Geschlechtsbestimmung zu betrachten, der sich bei Hymenopteren und Rotatorien — bei letzteren jedoch nicht allgemein, wie wir sehen werden — findet. Auch hier erfolgt die Geschlechtsbestimmung syngam, Befruchtung oder Nichtbefruchtung entscheidet über das Geschlecht. Die Männchen der Hymenopteren und Rotatorien entstehen aus unbefruchteten Eiern, die eine Reduktion ihrer Chromosomenzahl — der Autosomen wie der Geschlechtschromosomen — erfahren haben, sie sind infolgedessen haploide, azygote Organismen (siehe Armbruster, Nachtsheim und Roemer 1917, Hartmann 1918), die niemals heterozygot sein, also auch niemals zwei Sorten geschlechtsbestimmender Spermatozoen bilden können. Durch die Einführung der parthenogenetischen Entstehung der Hymenopteren- und Rotatorienmännchen — die eingeschlechtliche Fortpflanzung ist sicher sekundär aus der zweigeschlechtlichen entstanden — ist aus dem wahrscheinlich ursprünglich heterogametischen Männchen ein homogametisches geworden — ich habe das bereits an anderer Stelle näher ausgeführt (Nachtsheim 1913) —, die männchenbestimmenden Spermatozoen sind infolge der haploiden Parthenogenese eliminiert, alle Spermatozoen sind weibchenbestimmend. Jedes befruchtete Ei muß also beim Hymenopterentypus ein Weibchen ergeben. Außerdem entstehen Weibchen noch, wenn ein Ei sich parthenogenetisch entwickelt, aber die für das weibliche Ge-

schlecht charakteristische Chromosomengarnitur beibehält, bei diploider Parthenogenese also.

Der Geschlechtsvererbungsmodus durch Geschlechtschromosomen schließt nicht aus, daß das *syngam* bestimmte Geschlecht nachträglich, *epigam*, durch äußere Einflüsse (Parasitismus z. B.) modifiziert werden kann. In allen Fällen konstant progamer oder epigamer Geschlechtsbestimmung handelt es sich wohl um sekundäre Verhältnisse, die in biologischen Besonderheiten der betreffenden Formen ihre Ursache haben.

Als Beispiel ausgesprochen metagamer Geschlechtsbestimmung — übrigens bisher der einzige sichere Fall einer solchen — sei *Bonellia* genannt. Nach den schönen Untersuchungen Baltzers (1914) enthält das befruchtete Ei dieser Gephyree beide Geschlechtstendenzen, es ist ebenso zur Bildung eines Männchens wie eines Weibchens befähigt. Selbst die junge Larve ist geschlechtlich noch indifferent, und erst im Laufe der weiteren Entwicklung lassen äußere Faktoren die eine Tendenz über die andere dominant werden. *Bonellia* besitzt ebenso wie *Dinophilus* einen stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus, und wie dieser Geschlechtsdimorphismus zweifellos einen sekundär erworbenen Zustand darstellt, so auch der Modus der Geschlechtsbestimmung. Die von dem gewöhnlichen Modus so stark abweichenden Verhältnisse faßt Baltzer als eine Anpassung auf. „Sie sind das Produkt der besonderen biologischen Eigentümlichkeiten der Spezies *Bonellia*, ihres Geschlechtsdimorphismus und, was damit zusammenhängt, des Parasitismus des Männchens. Sie sind infolgedessen auch nur für *Bonellia* gültig und können in keiner Weise verallgemeinert werden.“ Wie der besondere Modus der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia* phylogenetisch entstanden zu denken ist, wie er insbesondere von dem normalen Modus abgeleitet werden kann, ist eine Frage, auf die einzugehen wir uns versagen wollen, zumal da die zytologischen Verhältnisse noch unerforscht sind.

Gewissermaßen das Gegenstück zu *Bonellia*, das andere Extrem, stellt *Dinophilus* mit seiner ausgesprochen progamen Geschlechtsbestimmung dar. Wir wollen versuchen, diesen Fall nunmehr auf Grund unserer Untersuchungen etwas genauer zu analysieren.

Die zytologischen Untersuchungen hatten uns im Gegensatz zu Shearer (1912) zu dem Resultat geführt, daß die Differenzierung der Eier in weibliche und männliche von Besamung und

Befruchtung sowohl wie auch von der Eireifung gänzlich unabhängig ist. Andererseits aber hat sich auch kein Grund zu der Annahme Conklins (1906) und v. Malsens (1906) ergeben, daß die Differenzierung ihre Ursache in der Verschmelzung einer verschiedenen großen Zahl junger Oozyten zu einer definitiven Eizelle hat. Wieviele Oozyten während der Verschmelzungsperiode zu einem Ei verschmelzen, läßt sich nicht feststellen, Tatsache aber ist, daß zu Ende der Verschmelzungsperiode alle Oozyten gleich groß sind, und daraus läßt sich im Gegensatz zu Conklin und v. Malsen der Schluß ziehen, daß jedes Ei, sei es Weibchen- oder Männchenei, aus einer gleich großen Zahl von jungen Oozyten hervorgeht, daß jedenfalls prinzipielle Unterschiede in dieser Hinsicht zwischen den einzelnen Eizellen nicht bestehen. Wenn es lediglich die Zahl der verschmelzenden Oozyten wäre, die über das Geschlecht bei *Dinophilus* entscheidet, so sollte man erwarten, daß gelegentlich auch Uebergänge zwischen den beiden Sorten von Eiern vorkommen. Man sollte diese um so mehr erwarten, als in der Tat die Größenschwankungen der Eier recht beträchtlich sind. v. Malsen gibt folgende Maße als Extreme an:

Größte Weibcheneier:	Länge 140 μ , Dicke 100 μ
Kleinste Weibcheneier:	„ 86 μ , „ 66 μ
Größte Männcheneier:	„ 46 μ , „ 33 μ
Kleinste Männcheneier:	„ 33 μ , „ 26 μ .

„Im Laufe meiner Untersuchungen“, so sagt er, „fand ich mehrfach Eier, die eine mittlere Größe zwischen beiden Arten hatten, auch diese waren jedoch stets sicher als weibliche Eier anzusprechen.“ Ich kann diese Angaben v. Malsens bestätigen. Die Größe der Eier, speziell der weiblichen, wechselt sehr, immer aber sind auch die kleinsten Weibcheneier noch wesentlich größer als die größten Männcheneier, niemals habe ich Uebergangsformen gefunden, bei denen man sich über das Geschlecht irgendwie im Zweifel sein könnte.

Die Differenzierung der Eier kommt zuerst zu Beginn der dritten Wachstumsperiode zum Ausdruck, ehe die Bildung der Reservesubstanzen beginnt. Die einen Eier wachsen sehr rasch heran, sie werden zu den großen Weibcheneiern, die anderen bleiben im Wachstum stark zurück, aus ihnen gehen die kleinen Männcheneier hervor. Daß infolge günstigerer Lage im Ovar ein Teil der Eier zu

Weibcheneiern wird, wie v. Malsen meint, daß die Männcheneier also das Produkt kümmerlicher Existenzbedingungen sind, stimmt nicht. Von einer besonderen Lagerung der einen der beiden Sorten von Eiern im Ovar ist nichts zu bemerken. Nach allen meinen Beobachtungen können es nur innere Faktoren sein, die das Geschlecht der wachsenden Oozyte bestimmen. Vor allem weist wohl die Tatsache, daß das Verhältnis der beiden Eisorten zueinander in verschiedenen Rassen zwar verschieden, in ein und derselben Rasse aber auch unter verschiedenen äußeren Bedingungen annähernd konstant ist, zur Genüge darauf hin, wo die geschlechtsbestimmenden Ursachen zu suchen sind. Es ist die Konstitution der Zelle, die sie zu einer männlichen bzw. einer weiblichen Eizelle macht. Bei der geschlechtlichen Differenzierung der Eier im Ovar des *Dinophilus* handelt es sich um das gleiche Problem wie bei der Differenzierung der Geschlechtszellen in einer Zwitterdrüse in Samenfäden und Eier, wie bei der Differenzierung der Zellen in einem Organ überhaupt. Damit aber sind wir bei der Grundfrage der ganzen Entwicklungsmechanik angelangt, beim Determinationsproblem. Wir haben nicht die Absicht, dieses große komplexe Problem, das erst im Anfang seiner experimentellen Behandlung steht, hier aufzurollen. Von den eigentlichen Ursachen der Gestaltungsvorgänge, den determinierenden Faktoren Rouxs, wissen wir heute noch so gut wie nichts. Daß äußere Faktoren, die realisierenden Faktoren Rouxs, im Entwicklungsgeschehen auslösend wirken können, ist gewiß, aber sie bestimmen nicht die Art des Geschehens. Dies ist Sache der inneren formativen Reize (Herbst 1901). Daß die Bedeutung dieser inneren Faktoren außerordentlich groß ist, ist ebenfalls gewiß, wie aber ihre Wirksamkeit im einzelnen ist, muß die zukünftige Forschung lehren.

Noch einige Worte darüber, inwieweit bei *Dinophilus* realisierende, außerhalb des Organismus gelegene Faktoren das durch determinierende Faktoren bestimmte Geschlechtsverhältnis zu modifizieren vermögen. In der Ernährung haben wir einen Faktor kennen gelernt, der das Geschlechtsverhältnis in gewisser Weise beeinflusst. Daß aber die Ernährung für die Geschlechtsbestimmung des *Dinophilus* die Bedeutung hat, die ihr v. Malsen zuschreibt, davon kann gar keine Rede sein. Es ist immer nur eine schwache Verschiebung des Geschlechtsverhält-

nisses, die durch verschiedene Ernährung erreicht wird. Bei guter Ernährung nimmt die relative Zahl der Weibcheneier etwas zu, bei schlechter Ernährung die relative Zahl der Männcheneier. Aber auch bei dieser schwachen Wirkung der Ernährung handelt es sich nicht um einen Eingriff in den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung, es ist lediglich das Geschlechtsverhältnis, das modifiziert wird. In einer sehr treffenden Kritik hat Morgan (1909) das v. Malsen bereits entgegengehalten. Das Geschlecht wird nicht bestimmt durch die Ernährung der Mutter, sondern was sich aus den Temperatur- und Hungerexperimenten entnehmen läßt, ist lediglich, daß ein gut ernährtes Weibchen mehr Weibcheneier zu produzieren imstande ist als eines, das hungert. Es findet bei schlechter Ernährung nicht etwa eine Umwandlung der Weibcheneier in Männcheneier statt (und umgekehrt bei guter Ernährung), sondern unter schlechten Ernährungsverhältnissen bleibt eine Anzahl Weibcheneier in der Entwicklung zurück, weil eben das hungernde Weibchen ihnen nicht die Stoffe in genügender Menge zuzuführen vermag, die sie zu ihrem im Vergleich zum Männchenei immensen Wachstum benötigen. Das „normale“ Geschlechtsverhältnis kommt also nur bei guter Ernährung zum Ausdruck; nur dann werden alle Weibcheneier reichlich versorgt und können ihre Entwicklung ebenso vollenden wie die anspruchsloseren Männcheneier.

Daß tatsächlich der Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung nur ein scheinbarer ist, beweisen auch sehr schön meine Experimente mit erhöhter Temperatur. In der Wärme entwickeln sich die Männcheneier rascher als die Weibcheneier. Infolgedessen ist das Geschlechtsverhältnis in den ersten Kokons eines Weibchens in der Wärme zugunsten der Männcheneier verschoben. Die späteren Kokons enthalten aber dafür eine um so größere Zahl Weibcheneier, und wenn man das Geschlechtsverhältnis sämtlicher Eier der in der Wärme gezüchteten Weibchen betrachtet, so ist kein Unterschied gegenüber in normaler Temperatur gezüchteten Weibchen vorhanden.

Was hätte es auch, so muß man sich doch fragen, für Dinophilus für einen Zweck, wenn äußere Faktoren das Geschlecht so leicht beeinflussen könnten, wie v. Malsen annimmt? Bei Rotatorien, bei Cladoceren, Aphiden, Blatt- und Gallwespen, Tieren mit zyklischer Fortpflanzungsweise (Heterogonie), hat man äußeren

Faktoren, wie Temperatur, Ernährung, chemischer Zusammensetzung des Mediums, vielfach eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung zuerkannt. Es hat sich dann aber herausgestellt, daß sie nicht eigentlich geschlechtsbestimmend wirken, sondern daß sie in mehr oder weniger hohem Maße den Ablauf des Fortpflanzungszyklus beeinflussen, daß sie bis zu einem gewissen Grade den Uebergang von der parthenogenetischen Fortpflanzung zur zweigeschlechtlichen und umgekehrt regeln. Die Zweckmäßigkeit dessen leuchtet ohne weiteres ein. Selbst hier aber hat sich ergeben, daß den äußeren Faktoren nicht eine so große Bedeutung zukommt, wie man ursprünglich glaubte; es sind in erster Linie innere, ererbte Faktoren, die den Ausschlag geben. *Dinophilus* indessen besitzt keine zyklische Fortpflanzung, er vermehrt sich rein zweigeschlechtlich. Das ganze Jahr lebt er in sich ziemlich gleichbleibenden Verhältnissen, im Meere, er läuft nicht wie die Rotatorien und Cladoceren des süßen Wassers Gefahr, daß sein Medium im Sommer eintrocknet oder im Winter gefriert. Wozu also bei *Dinophilus* eine Aenderung des Geschlechtes durch äußere Faktoren?

Bei der Verwandtschaft des *Dinophilus* mit den Rotatorien ist es von besonderem Interesse, ihre Fortpflanzungsverhältnisse mit denen des *Dinophilus* zu vergleichen. Die Existenzbedingungen sind nicht bei allen Rotatorien die gleichen. Die einen leben im Meere, haben also dasselbe konstante Medium wie *Dinophilus*, die anderen im Süßwasser, und auch hier sind die Lebensverhältnisse für die verschiedenen Formen, je nach der Größe der Wasseransammlung, die sie bewohnen, sehr verschieden. Entsprechend der Lebensweise ist auch die Fortpflanzung der Rotatorien sehr mannigfaltig. Die im Meere lebenden Seisoniden pflanzen sich rein zweigeschlechtlich fort, ähnlich wie *Dinophilus*. Den im Süßwasser lebenden Bdelloiden fehlen die Männchen vollständig, sie vermehren sich rein parthenogenetisch. Wenn das Wasser, in dem sie leben, eintrocknet — und sie bevorzugen als „Erdrotatorien“ minimale Wasseransammlungen, wie Moospolster, Flechtenkrusten, Dachrinnen usw. —, so trocknen sie mit ein, um nach einem Regenguß, bei der Wiederkehr günstiger Verhältnisse also, zu neuem Leben zu erwachen. Die größte Mehrzahl aller Rädertiere des süßen Wassers aber gehört in die Gruppe der heterogonen Rotatorien, die sich bald zwei-, bald eingeschlechtlich fortpflanzen. Meist gibt es nur par-

thenogenetisch sich vermehrende Weibchen, zu gewissen Zeiten aber treten Männchen auf, und wenn die parthenogenetischen Weibchen, die diese Männchen liefern, begattet werden, produzieren sie die befruchteten und dickschaligen Dauereier, vermittels deren sie, denen selbst die Fähigkeit des Wiederauflebens nach dem Eintrocknen fehlt, die Art in ungünstigen Zeiten erhalten.

Was nun den Modus der Geschlechtsbestimmung bei den Rotatorien anbelangt, so sind wir leider darüber bisher in mancher Hinsicht noch sehr unvollständig unterrichtet. Gerade bei den Seisoniden, deren Lebens- und Fortpflanzungsweise am meisten mit der des *Dinophilus* übereinstimmt, fehlen uns noch genauere Untersuchungen¹⁾. Es scheint aber, daß *Dinophilus* und Seisoniden auch hinsichtlich des Modus der Geschlechtsbestimmung übereinstimmen, wenn auch den Seisoniden der für die übrigen Rotatorien so charakteristische und ihnen mit *Dinophilus* gemeinsame Geschlechtsdimorphismus fehlt. Plate (1887) sagt mit Bezug auf *Paraseison*: „Die auf einem Haufen liegenden Eier sind nicht alle gleichen Geschlechts, sondern zwischen der überwiegenden Zahl weiblicher Eier findet man dann und wann ein männliches. Da ich manchmal nur ein weibliches Individuum um einen solchen Brutplatz und überhaupt auf der betreffenden *Nebalia* antraf, so folgt hieraus, daß dasselbe Tier Eier von verschiedenem Geschlecht zu legen vermag; es verdient dies deshalb Beachtung, weil bei den Süßwasserrotatorien ein Individuum nur Eier von einem Geschlecht, entweder nur männliche oder nur weibliche, erzeugt.“ Die Erzeugung zweier Sorten von Eiern durch ein Weibchen ist den Seisoniden also wieder mit *Dinophilus* gemeinsam.

Von den heterogonen Rädertieren sagten wir bereits, daß bei ihnen die Geschlechtsbestimmung syngam erfolgt, und zwar nach dem sogenannten Hymenopterentypus. Die Männchen entstehen immer aus unbefruchteten Eiern und sind haploide Organismen. Die Weibchen sind immer diploid und entstehen entweder aus befruchteten Eiern oder aus unbefruchteten, die aber ihre Chromosomenzahl nicht reduziert haben. Bei den heterogonen Rotatorien sehen wir jedoch — und ähnliche, wenn auch im einzelnen besondere Verhältnisse finden wir bei den ebenfalls heterogonen Cladoceren, Aphiden, Blatt- und Gallwespen —, daß die ursprünglich rein syn-

¹⁾ Die Untersuchungen Illgens (1914, 1916) bringen nichts Neues von wesentlicher Bedeutung.

game Geschlechtsbestimmung teilweise zu einer progamen geworden ist, sie ist in der Tat progam und syngam zugleich. Ob nämlich aus einem unbefruchteten Rotatorienei ein Männchen oder ein Weibchen wird, das hängt zwar in letzter Linie davon ab, ob dieses Ei eine Reduktion seiner Chromosomenzahl erfährt oder nicht, dies aber ist bereits im unreifen Ei unabänderlich festgelegt. Die heterogenen Rädertiere bilden wie *Dinophilus* große dotterreiche und kleine dotterarme Eier. Jedes Weibchen aber bringt im Gegensatz zu *Dinophilus* entweder nur große Weibcheneier oder nur kleine Männcheneier hervor. Morphologische Differenzen bestehen, soweit wir bis heute wissen, zwischen den weibchenerzeugenden und den männchenerzeugenden Weibchen nicht; auch ihr Chromosomenbestand zeigt keine Unterschiede. Wann die Entscheidung darüber, ob ein Weibchen zu einem „Weibchenerzeuger“ oder einem „Männchenerzeuger“ wird, fällt, wissen wir nicht. Generationenlang können nur Weibchenerzeuger auftreten und sich rein parthenogenetisch fortpflanzen. Schließlich aber erscheinen auch Männchenerzeuger und leiten die zweigeschlechtliche Fortpflanzung ein. Wie bei Cladoceren und Aphiden ist auch hier die Hauptursache der Sexualitätsänderung ein innerer erblicher Rhythmus, der durch äußere Einflüsse bald in höherem, bald in geringerem Maße modifiziert zu werden vermag. Ist einmal darüber entschieden, daß ein Weibchen zu einem „Männchenerzeuger“ wird, so ist dadurch festgelegt, daß es nur „Männcheneier“ bildet, d. h. kleine Eier, deren Chromosomenzahl reduziert wird; der Eireifung wird also ein bestimmter Verlauf vorgeschrieben. Das Geschlecht des zukünftigen Tieres aber wird dadurch noch nicht definitiv festgelegt. Bleibt das Weibchen unbegattet, so bringt es allerdings nur Männchen hervor, wird es aber begattet, so werden seine „Männcheneier“ befruchtet, und das ist für sie der Anstoß, nochmals in eine Wachstumsperiode einzutreten, zu großen dotterreichen „Dauereiern“ mit dicker Schale heranzuwachsen, aus denen ausschließlich Weibchen hervorgehen. So ist durch die Begattung aus dem „Männchenerzeuger“ ein weibchenerzeugendes Weibchen geworden, die Befruchtung hat die „Männcheneier“ in weibliche Eier umgestimmt. Die Eier der parthenogenetischen Weibchenerzeuger vermögen sich nur parthenogenetisch zu entwickeln, sie sind befruchtungsunfähig.

Wird das Erscheinen der Männchenerzeuger gänzlich unter-

drückt, so erhalten wir eine Fortpflanzungsweise, wie sie für die Bdelloiden charakteristisch ist, es gibt nur noch parthenogenetisch sich vermehrende Weibchen.

Parthenogenese und Heterogonie sind Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse, sie sind aus der rein zweigeschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangen. L a n g e (1913), dem wir eine vorzügliche zusammenfassende Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse der Rädertiere verdanken, hat das Stadium, auf dem sich die Rotatorien befinden, sehr treffend als „progressive Parthenogenese“ bezeichnet. Er betrachtet die sekundäre Parthenogenese als den „ökonomischen Endzustand, dem die Entwicklung der Rädertierfortpflanzung zustrebt“. Bei den Bdelloiden ist dieser Endzustand erreicht. Hier ist die Geschlechtsbestimmung zu einer rein progamen geworden, es gibt nur noch befruchtungsunfähige Weibcheneier. Bei den heterogonen Rotatorien erfolgt die Geschlechtsbestimmung syngam, nach dem Hymenopterentypus, doch ist der Hymenopterentypus in der oben geschilderten Weise weiterhin modifiziert worden, so daß die syngame Geschlechtsbestimmung bereits teilweise zu einer progamen geworden ist. Die Seisoniden haben als im Meere unter gleichmäßigen Verhältnissen lebende Formen die ursprüngliche Fortpflanzungsweise beibehalten; es fehlen Parthenogenese und Heterogonie. Der Modus der Geschlechtsbestimmung scheint aber auch bei ihnen nicht der ursprüngliche (syngam durch Geschlechtschromosomen) geblieben zu sein, die Geschlechtsbestimmung ist wie bei *Dinophilus* zu einer progamen geworden, progam aber in ganz anderer Weise als bei den heterogonen oder rein parthenogenetisch sich vermehrenden Formen.

Wie können wir aber den Modus der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus*, der sich in gleicher Weise, soweit wir bis heute wissen, außer bei den Seisoniden noch bei einer Milbe, *Pediculopsis graminum*, auch eine Form mit rudimentären Männchen (E. R e u t e r 1907), findet, von dem normalen Modus ableiten?

Der Geschlechtsdimorphismus von *Dinophilus apatris* und der verwandten Arten ist eine sekundäre Erscheinung, wir müssen *Dinophilus apatris* von einer Form ableiten, die diesen Dimorphismus noch nicht besessen hat ¹⁾. Und tatsächlich weisen auch nicht

¹⁾ Bei den Arten mit nicht rudimentären Männchen müssen alle Eier gleichermaßen mit Reservesubstanzen versehen werden. Beim Rudimentärwerden der Männchen werden die Reservestoffe für die Männcheneier über-

alle Spezies der Gattung *Dinophilus* diesen Dimorphismus auf. Der von Schimkewitsch (1895) aus dem Weißen Meere beschriebene *Dinophilus* gehört z. B. zu diesen letzteren, sodann der wahrscheinlich mit dieser Form identische *Dinophilus vorticoides*, den O. Schmidt (1848) bei den Färöer entdeckte und van Beneden (1851, 1861) von der belgischen Küste beschrieb, und *Dinophilus taeniatus*, den Harmer (1889) und Shearer (1906) bei Plymouth fanden¹⁾. Bei diesen Arten sind Männchen und Weibchen, von den Geschlechtsorganen natürlich abgesehen, gleich gestaltet, und auch die Eier, aus denen sich Männchen und Weibchen entwickeln, sind morphologisch nicht verschieden. Es fragt sich nun, nach welchem Modus bei diesen monomorphen Arten die Geschlechtsbestimmung vor sich geht. Das Fehlen zweier morphologisch unterscheidbaren Sorten von Eiern beweist ja noch nicht, daß die Geschlechtsbestimmung hier nicht progam erfolgt. Für wahrscheinlich halte ich indessen eine progame Bestimmung bei den monomorphen Spezies nicht. Diese dürfte vielmehr erst zugleich mit der Reduktion des männlichen Geschlechtes eingeführt worden sein. Besitzen aber die monomorphen *Dinophilus*-Arten den für die meisten Tiere charakteristischen und als „normal“ betrachteten alternativen Mechanismus der Geschlechtsvererbung mittels Geschlechtschromosomen, so ist die weitere Frage, welches Geschlecht das heterogametische ist. Die Chromosomenverhältnisse der monomorphen *Dinophilus*-Arten sind bisher nicht untersucht worden, aber das Fehlen jeglicher Zahlen- und Größendifferenzen zwischen den Chromosomen bei *Dinophilus apatris* läßt derartige Untersuchungen als nicht sehr aussichtsreich erscheinen; es ist nicht wahrscheinlich, daß bei den anderen Vertretern der Gattung morphologisch nachweisbare Geschlechtschromosomen vor-

flüssig und können zur Bildung weiterer Weibcheneier verwandt werden. Es wäre interessant, einmal die Nachkommenschaft eines Weibchens einer nicht dimorphen *Dinophilus*-Spezies mit der eines Weibchens von *Dinophilus apatris* zu vergleichen. Wahrscheinlich vermag letzteres eine größere Zahl von Nachkommen zu produzieren als jenes, und darin liegt der Vorteil des Dimorphismus für die Art (vgl. indessen S. 125). Die einzige Lebensaufgabe der *Dinophilus*-Männchen, die Begattung der Weibchen, erfüllt ja das rudimentäre Männchen ebenso wie das voll entwickelte.

¹⁾ Eine Zusammenstellung sämtlicher bisher beschriebener monomorpher und dimorpher *Dinophilus*-Arten und ihres Vorkommens gibt Nelson (1907).

handen sind. Da die Zytologie versagt, könnten uns Vererbungs-experimente Aufschluß geben. Diese aber fehlen vorläufig, und so sind wir bisher auf Vermutungen angewiesen. Am nächsten liegt es, eine Heterogametie des weiblichen Geschlechtes anzunehmen. Es könnten bei den monomorphen Arten durch die Reifung männchen- und weibchenbestimmende Eier gebildet werden, die Geschlechtsbestimmung wäre dann thelyo-syngam. Die Differenzierung in „weibliche“ und „männliche“ Oozyten bei einzelnen Arten müßte dann zu einem richtenden Einfluß auf den Ablauf der Reifungsteilungen führen, indem eine große weibliche Oozyte ihren Chromosomenbestand immer in der Weise reduziert, daß sie auch hinsichtlich dieses Chromosomenbestandes zu einem weibchenbestimmenden Ei wird, während andererseits die kleine männliche Oozyte durch die Reifung immer einen männchenbestimmenden Chromosomenbestand erhält. Die Geschlechtsbestimmung wäre dann bei den dimorphen *Dinophilus*-Arten ähnlich wie bei den heterogonen Rotatorien *pro gam* und *syngam* zugleich. Wir könnten aber auch von einer Heterogametie des männlichen Geschlechtes ausgehen. Die Entwicklung zweier Sorten von Eiern könnte eine selektive Befruchtung im Gefolge haben, indem die männchenbestimmenden Spermatozoen nur in die kleinen, die weibchenbestimmenden nur in die großen Eier eindringen. Oder aber: die Spermatozoen sind zwar in männchen- und weibchenbestimmende geschieden, haben aber alle die *Potenz* zur Hervorbringung beider Geschlechter in sich, und je nach den Verhältnissen, die sie im Ei antreffen, kann ihr ursprünglicher Charakter umgestimmt werden. Doch wir verlieren uns damit ins Gebiet der reinen Spekulation. Vielleicht vermögen wir durch spätere Untersuchungen einmal einen Boden zu gewinnen, auf dem sich weitere Betrachtungen anstellen lassen.

2. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Dinophilus* im Lichte der vorstehenden Untersuchungen.

Die Stellung der Gattung *Dinophilus* im System ist eine vielumstrittene Frage. An den verschiedensten Stellen hat man sie unterzubringen versucht, bei den Turbellarien, den Nemertinen, bei den Anneliden, den Rotatorien, den Archianneliden. Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle in eine ausführliche Besprechung

der für und wider die verschiedenen Ansichten sich ergebenden Tatsachen einzutreten. Es soll hier nur kurz dargelegt werden, inwieweit die vorstehenden Untersuchungen einen Beitrag zur Frage der systematischen Stellung des *Dinophilus* liefern können.

Die zuerst von *Metschnikoff* (1866) geäußerte, von ihm allerdings mehr glücklich geahnte denn als zutreffend erwiesene Ansicht, daß *Dinophilus* als „eine stationär gewordene Annelidenlarve“ zu betrachten ist oder, wie *Lang* (1884) sagt, als „eine Annelidenlarve ohne Borsten und mit Geschlechtsorganen“, hat zweifellos am meisten für sich. Ich stelle hier einige der Merkmale, die *Dinophilus* als sehr nahe mit den Anneliden verwandt und speziell als larvales Annelid kennzeichnen, zusammen.

Die erste Entwicklung des *Dinophilus*, wie der Furchungsmodus, die Anlage der Keimblätter, zeigt weitgehendste Ähnlichkeit mit der Polychätenentwicklung. Der zweite präorale Kopfwimper-ring entspricht nach *Nelson* (1904) dem präoralen Wimperkranz, dem Prototroch, und der Analwimperring vielleicht dem Paratroch der *Trochophora*. Die erste Anlage des Gehirns erscheint an der gleichen Stelle wie die Scheitelplatte der *Trochophora*. Im übrigen aber hat *Dinophilus* durch Wachstum in die Länge und Ausbildung der Metamerie das *Trochophorastadium* überschritten; er hat ungefähr das Stadium der polytrochen Annelidenlarven erreicht, ist auf diesem Stadium stehen geblieben und geschlechtsreif geworden.

Es sind besonders die Larven der zur Familie der Euniciden gehörigen Anneliden, mit denen *Dinophilus* große Ähnlichkeit hat. Schon *Metschnikoff* (1866) hat darauf hingewiesen. So sollen die Larven von *Lysidice* den jungen *Dinophilus*-Weibchen so ähnlich sein, „daß sie nur durch die Anwesenheit der bei ersteren stark entwickelten Kiefer voneinander unterschieden werden können“. *Korschelt* (1893) hebt die Übereinstimmung des *Dinophilus* mit der Larve von *Ophryotrocha* und anderen polytrochen Larven hervor. „Die Beschaffenheit des präoralen Teiles, die Körpergliederung, die Art und Weise der Bewimperung, der unpaare gegliederte Cirrus, die dorsale Lage des Afters zeigt eine große Übereinstimmung.“ Ich kann diese Angaben auf Grund eigener Beobachtungen vollauf bestätigen. In einzelnen meiner *Dinophilus*-Kulturen kam vorübergehend auch *Ophryotrocha* vor. Die Ähnlichkeit der jungen Larve, sowohl im ganzen Habitus wie auch in den einzelnen

Organen, mit dem *Dinophilus*-Weibchen ist in der Tat überraschend. Auch die von Korschelt hier nicht genannten Organe sind bei *Dinophilus* und den polytrochen Larven fast gleich gebaut. Die Nephridien des *Dinophilus* sind nach den Untersuchungen Sherrers (1906) nach dem primitiven Solenozytentypus gebaut; es sind gegen die Leibeshöhle geschlossene Kanäle mit Wimperflammen. Auch das Nervensystem ist sehr primitiv. Daß das Gehirn an der gleichen Stelle wie die Scheitelplatte der *Trochophora* entsteht, wurde bereits erwähnt. Das Bauchmark liegt noch größtenteils im Ektoderm, es ist nach dem Strickleitertypus gebaut, doch sind die beiden Längsstränge noch sehr weit voneinander entfernt. Die erste, präorale Kemmissur ist wahrscheinlich auf den Nervenring der *Trochophora* zurückzuführen. Auch der Darmtraktus stimmt im wesentlichen mit dem der Anneliden überein. Der für *Dinophilus* so charakteristische, ventral vom Schlund gelegene Rüssel findet sich in ähnlicher Ausbildung bei vielen Euniciden. Die Geschlechtsorgane fehlen natürlich den Larven der Euniciden noch, und von denen der geschlechtsreifen Tiere unterscheiden sich die Geschlechtsorgane von *Dinophilus apatris* insofern, als ihnen die Metamerie fehlt. Indessen dürfen nicht die Geschlechtsorgane von *Dinophilus apatris* zum Vergleich herangezogen werden, da offensichtlich in der Gattung *Dinophilus* eine allmähliche Reduktion dieses Organes auch im weiblichen Geschlecht erfolgt und bei *Dinophilus apatris* am weitesten fortgeschritten ist. Bei den monomorphen *Dinophilus*-Spezies, die ja die phylogenetisch ältere Form darstellen, sind die Ovarien paarig. Sie liegen als zwei lange Säcke ventral vom Darm und vereinigen sich am hinteren Ende; jedes Ovar besteht aus zwei hintereinander liegenden Kammern, zeigt also wenigstens den Beginn einer Metamerie. Nach Schimkewitsch (1895) entstehen die Ovarien aus den paarigen Mesodermstreifen und sind nach E. Meyer (1901) homolog dem Peritoneum und dem Cölom der Anneliden. Bei dem von Weldon (1886) beschriebenen, ebenfalls zu den monomorphen Spezies gehörenden *Dinophilus gigas* macht sich bereits eine starke Reduktion der paarigen Ovarien bemerkbar, die bei den dimorphen Formen so weit fortgeschritten ist, daß nur noch das hintere Ende der beiden Ovarien als unpaares Gebilde übrig geblieben ist. Es erscheint mir übrigens sehr wohl möglich, daß die Reduktion des Ovars und die Rückbildung des männlichen Geschlechtes Hand in Hand gegangen sind oder viel-

mehr, daß das eine Folge des anderen war. Es wäre dann durch das Rudimentärwerden der Männchen nicht, wie wir es in der Anmerkung auf Seite 122 als wahrscheinlich hingestellt hatten, eine Erhöhung der ursprünglichen Nachkommenzahl erfolgt und darin die Zweckmäßigkeit des Dimorphismus für die Art zu suchen, sondern die durch die Reduktion herabgesetzte Leistungsfähigkeit des Ovars würde durch die Verkleinerung und Vereinfachung eines Teiles der Eier kompensiert und so wenigstens eine Verminderung der Nachkommenzahl vermieden.

Dinophilus ist also, um es nochmals zu sagen, eine geschlechtsreif gewordene polytroche Polychätenlarve. Ein Vergleich der Organisation des Dinophilus mit der einer anderen Gruppe deckt jedoch ebenfalls verwandtschaftliche Beziehungen auf und vermag so weiteres Licht zu werfen auf die Verwandtschaft dieser Gruppe mit den Polychäten bzw. Anneliden. Es sind dies die Rotatorien. Die Frage nach der Stellung der Rotatorien ist noch sehr umstritten. Lang (1884) betrachtet die Rotatorien „als das letzte Glied einer Reihe, die aus gegliederten Stammformen der Anneliden dadurch hervorgegangen sind, daß die Tiere immer frühzeitiger, gleichsam schon auf dem Larvenstadium, geschlechtsreif wurden“. Die Rotatorien würden also hiernach in einem ganz ähnlichen Verhältnis zu den Anneliden stehen wie Dinophilus. Viele der larvalen Merkmale des Dinophilus finden wir auch tatsächlich bei den Rotatorien wieder. Das Nervensystem, die Segmentalorgane, der Darmtraktus zeigen in beiden Gruppen manche Aehnlichkeiten. Der gegliederte, mit Spinndrüsen versehene ventrale Schwanzanhang des Dinophilus dürfte dem ebenfalls gegliederten und mit Klebdrüsen ausgestatteten ventralen Fuße der Rotatorien homolog sein. Die auffallendste Aehnlichkeit der beiden Gruppen aber liegt wohl in dem schon oft erwähnten sexuellen Dimorphismus. Es fragt sich nun, ob dieser als ein Merkmal mit phylogenetischer Bedeutung angesehen werden kann. Korschelt und Heider (1890) verneinen diese Frage. „Aus der Tatsache“, so sagen sie, „daß bei Dinophilus ein höchst auffälliger Geschlechtsdimorphismus vorkommt, insofern die Männchen weit kleiner und niedriger organisiert sind als die Weibchen, des Darmes, der Augen und segmentalen Wimperkränze entbehren (Korschelt), hat man ebenfalls auf Beziehungen der Gattung Dinophilus zu den Rotatorien geschlossen, doch scheinen diese Schlüsse nicht berechtigt,

wenn man sieht, wie bei einigen Arten (*D. apatris* bzw. *D. gyrociatus*) der erwähnte Geschlechtsdimorphismus auftritt, während bei ganz ähnlich gestalteten Spezies wie *D. vorticoides*, *gigas* und *taeniatus* (nach O. Schmidt, Weldon und Harmer) die Männchen ganz wie die Weibchen gestaltet sind, abgesehen von den eigentlichen Geschlechtscharakteren.“ Auch das Vorkommen von stark ausgeprägtem sexuellem Dimorphismus in anderen Gruppen des Tierreiches (Copepoden, Cirripeden, Isopoden, Milben) scheint manchen gegen die Berechtigung zu sprechen, diesem Merkmal phylogenetische Bedeutung beizulegen. Nun ist es ja gewiß richtig, daß der Geschlechtsdimorphismus des *Dinophilus apatris* sich erst innerhalb der Gattung entwickelt hat, und wenn er das einzige Merkmal wäre, das *Dinophilus* mit den Rotatorien gemeinsam ist, so könnte man allerdings nicht mehr als einen Fall konvergenter Entwicklung darin sehen. Da aber die Gesamtorganisation des *Dinophilus* auf eine nähere Verwandtschaft mit den Rotatorien hinweist, so dürfen wir in dem sexuellen Dimorphismus beider Gruppen jedenfalls eine Bekräftigung der Richtigkeit unserer Anschauungen sehen. Es scheint in der Tat in diesem Verwandtschaftskreise eine starke Tendenz zum Rudimentärwerden des männlichen Geschlechtes zu bestehen. Außer *Dinophilus* und den Rotatorien nenne ich noch die ebenfalls den Anneliden sehr nahestehende *Bonellia* und das von den Polychäten abzuleitende, in Anpassung an seine parasitische Lebensweise aber stark umgewandelte *Myzostoma*. Bei allen diesen Formen ist der Dimorphismus für sich entstanden, in Anpassung an besondere, bei den verschiedenen Formen verschiedene Lebensverhältnisse. Vertretern der betreffenden Gruppen, die nicht unter diesen besonderen Verhältnissen leben, fehlt in der Regel dieser Dimorphismus, die Tendenz dazu aber ist, wie gesagt, meines Erachtens für diesen ganzen Kreis charakteristisch. Es wäre in dieser Hinsicht besonders interessant, die Sexualverhältnisse der Seisoniden genauer kennen zu lernen. Der sexuelle Dimorphismus fehlt ihnen, die Eier aber sollen in männliche und weibliche differenziert sein. Ist dies eine Vorstufe zu jenem? Auch eine genaue Untersuchung der monomorphen *Dinophilus*-Arten dürfte unsere Kenntnisse über den Geschlechtsdimorphismus und seine Entstehung noch erweitern.

Vergleichen wir Rotatorien und *Dinophilus* mit den Anneliden,

so kommen wir zu dem Resultat, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen des *Dinophilus* zu letzteren jedenfalls wesentlich innigere sind als die der Rotatorien. Zu diesen aber steht auch *Dinophilus* in naher Beziehung, und so nimmt er eine vermittelnde Stellung zwischen Rotatorien und Anneliden ein. Der heutige Zustand des *Dinophilus* ist, worauf bereits Nelson (1904, 1907) mit guten Gründen hingewiesen hat, zweifellos nicht als primitiv zu betrachten; *Dinophilus* stellt eine im Laufe der Phylogenie rückgebildete und dadurch den Vorfahren ähnlicher gewordene Form dar. Wie es in dieser Hinsicht mit den Rotatorien steht, ob sie, wie Lang (1884) meint, neotene Formen sind, oder ob sie von den primitiven Stammformen der Anneliden aus ihre heutige Organisation direkt erreicht haben, ist ungewiß. Mir scheint manches mehr zugunsten der letzten Ansicht zu sprechen. Aus einer gemeinsamen Wurzel haben sich dann Rotatorien und Anneliden entwickelt, diese aber haben eine höhere Entwicklung genommen als jene. *Dinophilus* hat in seiner Phylogenie diese höhere Entwicklung mitgemacht — was aus seiner Ontogenie erschlossen werden kann —, ist aber dann zu einem niedrigeren Zustand zurückgekehrt und so den ihm verwandten Rotatorien wieder ähnlicher geworden.

Schluß.

Zusammenfassung der Resultate.

Zum Schlusse seien die wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen nochmals kurz zusammengestellt:

Das Männchen von *Dinophilus apatris* ist ein außerordentlich rudimentäres Wesen, es ist nichts weiter als ein muskulöser Sack mit Geschlechtsapparat. Dieser besteht in der Hauptsache aus einem Paar Hoden und dem Penis, die zusammen fast das ganze Leibesinnere ausfüllen. Im Vergleich zu dem Geschlechtsapparat nicht-dimorpher *Dinophilus*-Spezies ist indessen auch dieses Organsystem bei *Dinophilus apatris* stark rückgebildet.

Die Spermatogenese bei *Dinophilus apatris* bietet nichts Besonderes. Ihre Untersuchung wird erschwert durch die Kleinheit des Objektes. Es wird, soweit ersichtlich, eine Sorte von Spermatozoen gebildet, alle mit 10 Chromosomen, der haploiden Zahl. Das voll entwickelte Männchen enthält nur fertige Spermatozoen.

Die Begattung der Weibchen von *Dinophilus apatris* erfolgt kurz vor dem Ausschlüpfen der Weibchen durch die Männchen des gleichen Kokons. Inzucht ist also die Regel. Die Männchen verlassen meist den Kokon überhaupt nicht und gehen nach 5—10 Tagen, spätestens nach 3 Wochen zugrunde.

Die von den Weibchen bei der Begattung empfangenen Spermien — das Männchen stößt seinen Penis durch die Körperwand des Weibchens hindurch und befördert die Spermien so in dessen Leibeshöhle — werden in der Form von einem oder zwei Paketen neben dem Ovar abgelagert und verharren zunächst in diesem Zustande.

Das Ovar des eben ausgeschlüpften Weibchens besteht aus relativ wenigen, sehr kleinen Ovogonien, die sich durch normale Mitosen vermehren. Den Uebergang der Ovogonien in Ovozyten erster Ordnung erkennt man an dem Auftreten der synaptischen Phänomene.

Die Ovozyten machen drei Wachstumsperioden durch. Durch die erste Wachstumsperiode, während der im Kern die synaptischen Phänomene ablaufen, erreicht die Ovozyte die Verschmelzungsgröße. Das Chromatin des Kernes ballt sich nach der Synapsis immer mehr zusammen und bildet einen nukleolusartigen Körper, eine Karyosphäre.

Die zweite Wachstumsperiode der Ovozyten besteht in einer ausgiebigen Verschmelzung von Ovozyten. Es verschmelzen immer gleichwertige Zellen, sie sind nicht in Ei- und Nährzellen differenziert. Der Kern der einen der beiden verschmolzenen Zellen wird resorbiert, Kernverschmelzungen kommen nicht vor. Noch ehe der Kern der einen Zelle ganz aufgelöst ist, können weitere Zellverschmelzungen erfolgen. Wie groß aber die Zahl der während der zweiten Wachstumsperiode zu einem Ei zusammentretenden Ovozyten insgesamt ist, läßt sich nicht feststellen. Am Ende der zweiten Wachstumsperiode hat jede Ovozyte ungefähr die drei- bis vierfache Größe, die sie zu Anfang dieser Periode hatte. Eine Differenzierung der Eier in große weibliche und kleine männliche erfolgt durch die Verschmelzung der Ovozyten nicht, am Ende der Verschmelzungsperiode sind alle Eier gleich groß.

Während der beiden ersten Wachstumsperioden der Ovozyten lösen sich die Spermienpakete auf, die Spermatozoen dringen in das

Ovar und zwischen die Ovozyten ein, doch findet eine Besamung noch nicht statt. Diese erfolgt erst während der dritten Wachstumsperiode der Ovozyten, vor der Bildung der Reservestoffe des Eies, also zu einem sehr frühen Zeitpunkte, aber nach der Differenzierung der Eier in männliche und weibliche. Die Befruchtung bzw. Besamung ist also ohne Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung.

Die Bildung zweier Sorten von Eiern während der dritten Wachstumsperiode macht sich zunächst in einem stärkeren Wachstum gewisser Eier bemerkbar, sodann wird in diesen letzteren Eiern intensiv Dotter gebildet, sie werden zu „Weibcheneiern“. Das Wachstum der anderen Eier während der dritten Wachstumsperiode ist nur schwach, auch wird nur wenig Dotter in ihnen erzeugt, sie werden zu „Männcheneiern“.

Die Kerne der beiden Sorten von Eiern unterscheiden sich nur durch ihre Größe. Die Karyosphären, in denen während der Verschmelzungsperiode das gesamte Chromatin in inaktivem Zustande konzentriert war, lockern sich mit Beginn der dritten Wachstumsperiode auf, es gehen aus ihnen 10 Tetraden hervor, die sich ebenfalls auflockern und schließlich ein gleichmäßiges Retikulum bilden.

Daß zur Bildung eines Weibcheneies mehr Ovozyten notwendig sind als zur Bildung eines Männcheneies, ist eine unbewiesene und unbeweisbare Annahme früherer Autoren. Die Tatsache, daß alle Ovozyten zu Ende der Verschmelzungsperiode gleich groß sind, spricht gegen die Richtigkeit dieser Annahme. Eine ungünstige Lage der Männcheneier im Ovar kann auch nicht Ursache ihrer Entstehung sein. Kurz: Eine morphologisch erkennbare Ursache für die Differenzierung der Eier in weibliche und männliche in bestimmtem Verhältnis fehlt vollständig.

Ehe die Eier abgelegt werden, bildet sich die erste Reifungsspindel in ihnen aus, doch bleibt die Mitose auf dem Stadium der Metaphase stehen. Erst nach der Ablage nimmt die Reifung ihren Fortgang. In allen Eiern verlaufen Reifung und Befruchtung ganz in der gleichen Weise. 10 Tetraden treten in die erste Reifungsteilung ein, zwei Richtungskörper werden abgeschnürt, 10 Chromosomen bleiben im Ei. Nach der ersten und ebenso nach der zweiten Reifungsteilung bilden die im Ei zurückbleibenden Chromosomen keinen einheitlichen Kern, sondern es gehen aus den 10 Chromo-

somen ebensoviele Karyomeriten hervor, die dann bei der Furchungsteilung wieder die Chromosomen liefern. Der männliche Vorkern zerfällt nicht in Karyomeriten. Die Kopulation des männlichen Vorkernes mit den Karyomeriten des weiblichen erfolgt im Zentrum des Eies.

Die beiden während der Eireifung die Pole der Spindel einnehmenden Teilungszentren haben verschiedene Größe; das Zentrosom des Eipoles ist immer größer als das des Richtungskörperpoles. Von den beiden Teilungszentren der ersten Furchungsspindel stammt sehr wahrscheinlich eines vom Ei, das andere vom Spermium. Auch für die erste Furchungsspindel ist eine Heterozentrie charakteristisch; das größere Zentrosom ist das Ei-, das kleinere das Spermazentrosom. Diese Heterozentrie der beiden Furchungszentren hat die inäquale Teilung der Weibchen- wie Männcheneier zur Folge.

Die erste Furchungsspindel enthält 20 Chromosomen, die diploide Zahl. Größendifferenzen sind weder während der Reifungsteilungen noch während der Furchung vorhanden.

Die wesentlichsten Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen sind folgende:

Es lassen sich bei *Dinophilus* mehrere Rassen unterscheiden, die hinsichtlich Geschlechtsverhältnisses und Kokongröße verschieden sind. Bei manchen Rassen sind Männchen und Weibchen in der gleichen oder fast der gleichen Zahl vorhanden, bei anderen überwiegen die Weibchen in mehr oder weniger starkem Maße. Es können bis zu drei Weibchen auf ein Männchen kommen. Für die Kokongröße kann als Regel gelten, daß sie mit der relativen Zahl der Weibcheneier zunimmt. Bei Rassen mit annähernd gleich vielen Männchen und Weibchen enthält ein Kokon meist nur zwei Eier, ein Männchen- und ein Weibchenei, bei Rassen mit einem starken Ueberschuß an Weibchen enthält er sieben und mehr Eier durchschnittlich. Immerhin ist die Kokongröße eine Eigenschaft, die ziemlich beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Bei guter Ernährung nimmt die Kokongröße zu.

Das Geschlechtsverhältnis bei *Dinophilus* ist also eine auf inneren, ererbten Faktoren beruhende Eigenschaft. Äußere Faktoren vermögen das Geschlechtsverhältnis nur in ganz geringem Maße zu modifizieren. Kälte hat

gar keinen Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis. Wärme beeinflußt es insofern, als bei erhöhter Temperatur die Männcheneier rascher ablagereif werden als die Weibcheneier. Infolgedessen enthalten die ersten Kokons eines in der Wärme gezüchteten Weibchens mehr Männcheneier als gewöhnlich. Dieses Mißverhältnis gleicht sich aber später wieder aus, indem die weiteren Kokons um so mehr Weibcheneier enthalten. Schlechte Ernährung bzw. Hunger hat eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen zur Folge. Dies ist darauf zurückzuführen, daß hungernde Weibchen den in Entwicklung begriffenen Weibcheneiern nicht so viele Nährstoffe zuzuführen vermögen, wie sie zur Vollendung der Entwicklung notwendig haben. Die anspruchslosen Männcheneier vermögen sich auch bei schwacher Ernährung zu entwickeln, und so kommen sie in verhältnismäßig größerer Zahl zur Ablage als die Weibcheneier.

Weibchen, die unbegattet bleiben, lassen hinsichtlich des Geschlechtsverhältnisses ihrer Nachkommen und hinsichtlich ihrer Kokongröße keine Unterschiede gegenüber den begatteten Weibchen erkennen. Im übrigen aber beeinflußt die Begattung den weiblichen Organismus in hohem Maße. Unbegattete Weibchen wachsen langsamer als begattete und werden infolgedessen später geschlechtsreif. Häufig erreichen sie ihre Geschlechtsreife überhaupt nicht, sondern sterben vorzeitig ab; sie sind viel anfälliger als begattete Weibchen. Die Gelege der unbegattet gebliebenen Weibchen sind oft unvollkommen; es fehlt die Gallerthülle um die Eier. Unbefruchtete Eier, Männchen- wie Weibcheneier, beginnen zwar eine parthenogenetische Entwicklung, diese wird aber bald pathologisch, und die Embryonen sterben alle früher oder später ab. Bisweilen entstehen merkwürdige Monstra aus den unbefruchteten Eiern, lebensfähige junge Tiere wurden jedoch niemals beobachtet. Parthenogenese spielt im normalen Lebenszyklus des *Dinophilus* keine Rolle.

Die rudimentären Männchen des *Dinophilus* leben nur wenige Tage, die Weibchen erreichen unter normalen Verhältnissen ein Alter von 2—3 Monaten. Sie bringen in dieser Zeit ungefähr 10 bis 12 Kokons, bisweilen 16, hervor, die eine je nach der Rasse verschiedene Zahl von Eiern enthalten; überdies zeigt die Kokongröße starke individuelle Schwankungen und wird, wie schon gesagt, durch äußere Faktoren beeinflußt. Die Entwicklungsdauer ist auch

nach Rassen etwas verschieden. Im Durchschnitt beansprucht die Embryonalentwicklung 8—10 Tage.

Die theoretischen Betrachtungen führten zu folgenden Schlußfolgerungen:

Die Geschlechtsbestimmung erfolgt bei *Dinophilus apatris* progam, das Geschlecht ist bereits in der wachsenden Ovozyte festgelegt, die Ovozyten haben eine männliche oder eine weibliche Konstitution. Es sind innere formative Reize, die die Zelle entweder zu einer männlichen oder einer weiblichen machen, über ihre Natur vermögen wir bisher keine näheren Angaben zu machen.

Der Modus der Geschlechtsbestimmung des *Dinophilus apatris* ist sekundär erworben, und zwar gleichzeitig mit dem für diese Art charakteristischen Geschlechtsdimorphismus. Die dimorphen *Dinophilus*-Spezies stammen von monomorphen Arten ab. Ueber die Art und Weise der Geschlechtsbestimmung bei den monomorphen Spezies können wir vorläufig nur Vermutungen äußern.

Dinophilus ist als ein neotenes Annelid zu betrachten, das aber auch manche verwandtschaftliche Beziehungen zu den Rotatorien erkennen läßt.

Literaturverzeichnis.

- Armbruster, L., Nachtsheim, H. u. Roemer, Th., 1917, Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Experimentum crucis theoriae Mendelianae. Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungsl., Bd. 17.
- Baltzer, F., 1914, Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia*. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 22.
- Bambeke, Ch. van, 1898, Recherches sur l'ovocyte du *Pholcus phalangoides*. Arch. de Biol., T. 15.
- Beauchamp, P. de, 1910, Sur l'existence et les conditions de la parthénogenèse chez *Dinophilus*. Comptes rend. de l'Acad. des Sc., T. 150.

- Derselbe, 1912, Contribution à l'étude expérimentale de la sexualité chez *Dinophilus*. Comptes rend. de l'Acad. des Sc., T. 154.
- Beneden, P. J. van, 1851, Notice sur un nouveau Némertien de la côte d'Ostende. Bull. de l'Acad. R. de Belg., T. 18.
- Derselbe, 1861, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mém. de l'Acad. R. de Belg., T. 32.
- Blackman, M. W., 1903, The spermatogenesis of the Myriapods. II. On the chromatin in the spermatocytes of *Scolopendra heros*. Biol. Bull., Vol. 5.
- Boveri, Th., 1887, Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. und Physiol. in München, Bd. 3.
- Derselbe, 1914, Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena.
- Derselbe, 1915, Ueber die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., Bd. 41.
- Bresslau, E., 1904, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 76.
- Brüel, L., 1915, Zelle und Zellteilung. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 10.
- Buchner, P., 1914, Die Besamung der jugendlichen Ovozyte und die Befruchtung bei *Saccocirrus*. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12.
- Derselbe, 1918, Vergleichende Eistudien. I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereiees. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 91, Abt. II.
- Conklin, E. G., 1901, Centrosome and sphere in the maturation, fertilization and cleavage of *Crepidula*. Anat. Anz., Bd. 19.
- Derselbe, 1902, Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of *Crepidula* and other Gasteropoda. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 12.
- Derselbe, 1906, Sex differentiation in *Dinophilus*. Science, N. S. Vol. 24.
- Correns, C. und Goldschmidt, R., 1913, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin.
- Doflein, F., 1896, Die Eibildung bei *Tubularia*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62.
- Doncaster, L., 1914, Chromosomes, heredity, and sex: A review of the present state of the evidence with regard to the material basis of hereditary transmission and sex-determination. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 59.
- Gille, K., 1914, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von *Gyrodactylus elegans* v. Nordmann. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12.
- Goldschmidt, R., 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*. Lss. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ont., Bd. 21.
- Haecker, V., 1912, Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig.

- Hamburger, Clara, 1907, Das Männchen von *Lacinularia socialis* Ehrbg. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 86.
- Harmer, S. F., 1889, On a new species of *Dinophilus*. Proc. of the Cambridge Phil. Soc., Vol. 6.
- Derselbe, 1889, Notes on the anatomy of *Dinophilus*. Journ. of Mar. Biol. Ass. of the Unit. Kingd., Vol. 1.
- Hartmann, M., 1918, Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (*Chlamydomonas*, *Phycomyces*, Honigbiene). Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 20.
- Herbst, C., 1901, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.
- Hertwig, R., 1905, Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges., 15. Jahresvers.
- Derselbe, 1912, Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eignen Untersuchungen. Biol. Centralbl., Bd. 32.
- Hofsten, N. v., 1909, Ueber die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum* (Forel und du Plessis). Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. Zool. Anz., Bd. 34.
- Derselbe, 1911, Noch ein Wort über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum*. Zool. Anz., Bd. 37.
- Illgen, H., 1914, Zur Kenntnis der Spermatogenese und Biologie bei *Seison grubei* Claus. Zool. Anz., Bd. 44.
- Derselbe, 1916, Zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der parasitischen Rotatorienfamilie der *Seisoniden*. Zool. Anz., Bd. 47.
- Jørgensen, M., 1913, Zellenstudien. I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch., Bd. 10.
- Klatt, B., 1913, Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kopulation und Eiablage beim Schwammspinner. Biol. Centralbl., Bd. 33.
- Korschelt, E., 1882, Ueber Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 37.
- Derselbe, 1887, Die Gattung *Dinophilus* und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus. Eine kritische Zusammenfassung neuerer und älterer Forschungsergebnisse. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 2.
- Derselbe, 1893, Ueber *Ophryotrocha puerilis* Clap.-Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (*Harpochaeta cingulata* nov. gen., nov. spec.). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57.
- Korschelt, E. u. Heider, K., 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena.
- Kostanecki, K., 1898, Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 51.
- Derselbe, 1906, Ueber die Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 68.
- Lang, A. 1884, Die Polycladen. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Bd. 11.

- Lange, A., 1913, Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. Kritisches Sammelreferat. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 6.
- Malsen, H. v., 1906, Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 69.
- Metschnikoff, E., 1866, *Apsilus lentiformis*, ein Rädertier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16.
- Derselbe, 1881, Untersuchungen über Orthonectiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35.
- Meyer, E., 1887, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7.
- Derselbe, 1901, Studien über den Körperbau der Anneliden. V. Das Mesoderm der Ringelwürmer. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 14.
- Morgan, T. H., 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxera and Aphids. Journ. of exper. Zool., Vol. 7.
- Müller-Calé, C., 1913, Ueber die Entwicklung von Cypris incongruens. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 36.
- Nachtsheim, H., 1913, Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellforsch., Bd. 11.
- Derselbe, 1914, Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus*. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. 21.
- Derselbe, 1915, Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohen? Eine Kritik der Anschauungen O. Dickels über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. Biol. Centralbl., Bd. 35.
- Nelson, J. A., 1904, The early development of *Dinophilus*: A study in cell-lineage. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 56.
- Derselbe, 1907, The morphology of *Dinophilus Conklini* n. sp. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 59.
- Obst, P., 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66.
- Oschmann, A., 1914, Beitrag zum Studium der Zellverschmelzung und der zellulären Erscheinungen. I. Teil: Die Oogenese von *Tubifex (Ilyodrilus) bavaricus*. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12.
- Plate, L., 1887, Ueber einige ektoparasitische Rotatorien des Golfs von Neapel. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7.
- Prowazek, S., 1900, Zur Entwicklungsgeschichte des Wurmes *Dinophilus apatris*. Naturw. Wochenschr., Bd. 15.
- Repiachoff, W., 1886, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des *Dinophilus gyrotilatus* O. Schmidt. Zapiski Nowoross. Obschestwa Estes., T. 10. (Russisch).
- Reuter, E., 1907, Ueber die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (E. Reut.). Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. Festschr. f. Palmén, Bd. 1, Helsingfors.

- Roux, W., 1905, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Org., Heft 1.
- Schaxel, J., 1913, Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. II. Die abnorme Furchung von *Aricia foetida* Clap. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 35.
- Schimkewitsch, W., 1895, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom Weißen Meere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 59.
- Schleip, W., 1912, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 3.
- Schmidt, O., 1848, Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer, gesammelt auf einer Reise nach den Färöern. Jena.
- Derselbe, 1857, Zur Kenntnis der Turbellaria rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeeres. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, math. naturw. Kl., Bd. 23.
- Seiler, J., 1914, Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. f. Zellforsch., Bd. 13.
- Shearer, C. 1906, On the structure of the nephridia of *Dinophilus*. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 50.
- Derselbe, 1911, The problem of sex-determination in *Dinophilus gyrotilatus*. Journ. of the Mar. Biol. Assc., Vol. 9.
- Derselbe, 1912, The problem of sex determination in *Dinophilus gyrotilatus*. Part. I. The sexual cycle. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 57.
- Stiasny, G., 1910, *Dinophilus apatris* forma tergestina. Zool. Anz., Bd. 35.
- Trinci, G., 1906, Studi sull' oocite dei Celenterati durante il periodo di crescita. Arch. di Anat. e di Embr., Vol. 5.
- Weldon, W. F. R., 1886, On *Dinophilus gigas*. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 27.
- Wheeler, W. M., 1895, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum*, Leuckart. Journ. of Morph., Vol. 10.
- Derselbe, 1897, The maturation, fecondation and early cleavage of *Myzostoma glabrum* Leuckart. Arch. de Biol., Vol. 15.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren der Tafeln III—V wurden unter Benutzung des Abbéschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe und bei 160 mm Tubuslänge entworfen.

Tafel II.

Alle Figuren der Tafel II sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

- Fig. 1. Weibchen und Männchen von *Dinophilus apatris* während der Begattung. Das Weibchen hat den Kokon aufgerissen und ist im Begriffe, ihn zu verlassen. Vergrößerung: ca. 300fach.
- Fig. 2. Männchen von *Dinophilus apatris*. Vergrößerung: ca. 1000fach.
- Fig. 3. Geschlechtsreifes Weibchen von *Dinophilus apatris*. Vergrößerung: ca. 110fach.
- Fig. 4. Weibchen von *Dinophilus apatris* während der Eiablage. Im Kokon, der eben gebildet wird, zwei Weibcheneier und ein Männchenei. Vergrößerung: ca. 75fach.
- Fig. 5. Kokon von *Dinophilus apatris* mit fünf Weibchen- und zwei Männcheneiern. Bei einzelnen Eiern sind die Richtungskörper sichtbar. Vergrößerung: ca. 120fach.

Tafel III.

Alle Figuren der Tafel III wurden mit Zeiß' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsokular 12 gezeichnet.

- Fig. 6. Querschnitt durch einen männlichen Embryo von *Dinophilus*. Oben die „lichtbrechenden Körnchen“, in der Mitte der Hoden. Hoden mit Spermatogonien, zum Teil in Teilung.
- Fig. 7. Schräger Querschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit Synapsis-Stadien.
- Fig. 8. Längsschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit Spermatozytenteilungen und Spermatiden, unten der Penis.
- Fig. 9. Längsschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit jungen Spermatiden.
- Fig. 10. Längsschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit älteren Spermatiden, Umwandlung der Spermatiden in die Spermatozoen.
- Fig. 11. Querschnitt durch ein Männchen von *Dinophilus*. Der Hoden enthält nur fertige Spermatozoen. Das Männchen lag noch im Kokon, das Weibchen, das sich in dem gleichen Kokon entwickelt hatte, war bereits ausgeschlüpft. Die Begattung hat wahrscheinlich im Kokon stattgefunden, neben dem Männchen liegen einige Spermatozoen.
- Fig. 12. Geschlechtszellen eines weiblichen Embryos von *Dinophilus*. Ovogonien und Ovogonienmitosen.
- Fig. 13. Geschlechtszellen eines eben ausgeschlüpften Weibchens. Ovogonien und Ovogonienmitosen.
- Fig. 14. Spermienpaket in einem eben ausgeschlüpften Weibchen neben dem Ovar.
- Fig. 15. Ovar eines jungen Weibchens mit Ovogonien und Ovogonienmitose sowie zwei Spermaketen rechts und links.
- Fig. 16 und 17. Ovogonien und Ovogonienmitosen.
- Fig. 18. Junge Ovozyten mit Synapsis-Stadien.

- Fig. 19. Heranwachsen der Oozyten, Verschmelzungsperiode, zwischen den Oozyten einzelne Spermatozoen.
 Fig. 20. Oozyte mit intaktem und degenerierendem Kern.
 Fig. 21. dto., weiter vorgeschrittenes Stadium der Degeneration.
 Fig. 22. Oozyte mit zwei Kernen und letztem Rest eines gefressenen Kernes.
 Fig. 23. Die Oozyten nach der Verschmelzungsperiode, zwischen ihnen Spermatozoen.
 Fig. 24. Oozytenkern mit knospender Karyosphäre.
 Fig. 25. dto. mit zwei Karyosphären.
 Fig. 26. dto., Beginn der Auflockerung der Karyosphären.
 Fig. 27. dto., Herausdifferenzierung der biskuitförmigen Tetraden.
 Fig. 28. dto. (Männchenei), Aufquellen der Tetraden.
 Fig. 29. dto. (Weibchenei), Auflockerung der Tetraden.
 Fig. 30. dto. (Weibchenei), Diakinese.
 Fig. 31. dto. (Männchenei), dto.
 Fig. 32. dto. (Weibchenei) mit Retikulum.

Tafel IV.

Alle Figuren der Tafel IV wurden mit Zeiß' Apochromat-Immersion 2 mm und außer Fig. 34 mit Kompensationsokular 12, Fig. 34 mit Kompensationsokular 6 gezeichnet. Bei der Reproduktion wurden sämtliche Figuren auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

- Fig. 33. Weibchen- und Männchenei im Ovar, Dotterbildung, in jedem Ei das Spermatozoon.
 Fig. 34. Querschnitt durch ein Weibchen mit Weibchen- und Männchenei.
 Fig. 35. Weibchen- und Männchenei im Ovar. Im Weibchenei Ausbildung der ersten Reifungsspindel, neben dem Kern mit den beiden Zentrosomen der ausgetretene Nukleolus, am Rande des Eies der männliche Vorkern. Im Männchenei Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel, daneben der männliche Vorkern.
 Fig. 36. Weibchenei im Ovar, erste Reifungsspindel (Metaphase) im Zentrum des Eies, darüber die Ueberreste des Nukleolus.
 Fig. 37. Männchenei im Ovar, erste Reifungsspindel (Metaphase) im Zentrum des Eies, daneben die Ueberreste des Nukleolus und der männliche Vorkern.
 Fig. 38. Männchenei nach der Ablage, die erste Reifungsspindel wandert an die Eioberfläche, im Innern der männliche Vorkern.
 Fig. 39. Männchenei, erste Reifungsspindel in Anaphase, im Innern der männliche Vorkern.
 Fig. 40. Weibchenei nach der Ablage, Abschnürung des ersten Richtungkörpers, im Innern der männliche Vorkern.
 Fig. 41. Weibchenei, Karyomeritenbildung nach der ersten Reifungsteilung, am Rande der erste Richtungkörper, im Innern der männliche Vorkern.
 Fig. 42. Weibchenei, Karyomeritenbildung nach der zweiten Reifungsteilung, am Rande die beiden Richtungkörper, im Innern der männliche Vorkern.

Tafel V.

Alle Figuren der Tafel V wurden mit Zeiß' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsokular 12 gezeichnet.

- Fig. 43. Weibchenei, die Karyomeriten des weiblichen Vorkernes und der männliche Vorkern vor der Kopulation, am Rande die beiden Richtungskörper, von denen der erste sich zu teilen beginnt.
- Fig. 44. Weibchenei, Kopulation der Vorkerne, am Rande die beiden Richtungskörper, der erste in Teilung.
- Fig. 45. Weibchenei, erste Furchungsteilung, Metaphase.
- Fig. 46. Männchenei, zweite Reifungsteilung, beginnende Anaphase, am Rande der erste Richtungskörper, im Innern der männliche Vorkern.
- Fig. 47. Männchenei, die Karyomeriten des weiblichen Vorkernes und der männliche Vorkern vor der Kopulation, am Rande die beiden Richtungskörper.
- Fig. 48. Männchenei, Kopulation der Vorkerne, am Rande die beiden Richtungskörper, der erste in Teilung.
- Fig. 49. Männchenei, zwei Blastomeren.
- Fig. 50. Weibchenei, erste Furchungsteilung, Telophase.
- Fig. 51. Weibchenei, erste Furchungsteilung, Zelldurchschnürung mit Ringbildung, in der kleineren Blastomere ein Richtungskörper.
- Fig. 52. Weibchenei, zwei Blastomeren, Beginn der zweiten Furchungsteilung, in der größeren Blastomere Metaphase, in der kleineren Prophase.
-

Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolmes. (*Proteus anguineus*.)

I. Teil.

Die Spermatocytogenese.

(Untersuchungen, ausgeführt mit Unterstützung aus der Samsonstiftung
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften in München.)

von

H. Stieve, Leipzig.

Hierzu Tafel VI—XII und 16 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	142
Material und Technik	150
Der mikroskopische Bau des Hodens	159
Die Spermatocytogenese	170
I. Die Spermatogonien	170
a) Die großen Spermatogonien	170
b) Die kleinen Spermatogonien	181
II. Die Spermatocyten	185
a) Die Wachstumsperiode	185
b) Die Prophasen der ersten Reifungsteilung	188
1. Der dünne, richtungslose Knäuel	188
2. Der polar gerichtete Knäuel	190
3. Die seitlichen Ausläufer	197
4. Der dicke, richtungslose Knäuel	198
5. Die Längsspaltung des Fadens und die Teilung in einzelne Chromosomen	200
6. Die Pseudoreduktion durch Tetradenbildung	201
III. Die erste Reifungsteilung	206
IV. Die PräspERMATIDEN	215
V. Die zweite Reifungsteilung	217

	Seite
VI. Zusammenfassung	225
Allgemeiner Teil	230
I. Die Spermatogonien	230
a) Die großen Spermatogonien	230
b) Die kleinen Spermatogonien	232
II. Die Spermatocyten	235
III. Die Frage der Parallelkonjugation	237
a) Die Befunde von A. und K. E. Schreiner	237
b) Die Befunde von v. Winiwarter und Sainmont	244
c) Theoretische Bedenken gegen die Parallelkonjugation	247
d) Die Befunde Rabls	249
e) Die mutmaßliche Bedeutung der polaren Orientierung	250
IV. Die Tetradenbildung durch endweise Konjugation	253
a) Ähnliche Befunde an anderen Objekten	253
b) Ähnliche Befunde bei Degenerationsvorgängen	260
V. Die anderen Theorien über die Reduktion	263
a) Die Faltungstheorie	263
b) Die Amphimetasyndese	264
c) Die grundsätzlichen Unterschiede zwischen paralleler und endweiser Konjugation	266
VI. Die erste Reifungsteilung	269
VII. Die Prä spermatiden	271
a) Die Ausbildung der Kerne	271
b) Andere Mitteilungen über Prä spermatidenruhekerne	272
1. Bei Säugetieren und Vögeln	272
2. Bei Amphibien	274
3. Bei wirbellosen Tieren	276
c) Zusammenfassung	277
VIII. Das Reduktionsproblem	280
IX. Die Frage der Chromosomenindividualität	283
X. Die zweite Reifungsteilung	291
XI. Schlußbemerkungen	295
Erwähnte Arbeiten	297
Erklärung der Abbildungen	304

Einleitung.

Noch kaum ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seitdem unsere Vorstellungen über die Reifung der Geschlechtszellen und die Befruchtung des Eies durch die bahnbrechenden Untersuchungen hauptsächlich der deutschen Forschung tatsächliche Grundlagen erhalten haben und dadurch aus dem Bereiche der reinen Spekulation gerissen wurden. Die tiefgreifenden Veränderungen, welche die chromatische Substanz der Kerne während der erwähnten Vorgänge durchmacht, waren es, die das Augenmerk der Unter-

sucher zunächst auf sich ziehen mußten und in rascher Aufeinanderfolge erschienen die Arbeiten, welche das Verhalten der Chromosomen während der Reifung der Keimzellen bei den verschiedensten Tier- und Pflanzenarten schilderten. Allein trotz der großen Zahl der bis auf den heutigen Tag über diesen Gegenstand erschienenen und immer noch neu erscheinenden Untersuchungen konnte gerade in der Frage nach der Bedeutung der Chromosomen noch keine Einigung erzielt werden, im Gegenteil, je mehr Arten des Tier- und Pflanzenreiches in den Bereich unserer Kenntnis einbezogen wurden, desto verwickelter erschienen die Verhältnisse, denn fast mit jeder neuen Arbeit wurden auch neue Befunde mitgeteilt, die sich mit den bisher bekannten nicht oder nur sehr schwer in Einklang bringen ließen.

So widersprechend nun aber die von den einzelnen Forschern mitgeteilten Ergebnisse auch sein mögen, in der einen grundlegenden, zuerst von *van Beneden* (1883) ermittelten Tatsache stimmen alle überein, daß nämlich in den reifen, befruchtungsfähigen Geschlechtszellen die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte der für die betreffende Art vorhandenen Normalzahl herabgesetzt wird und sich erst durch den Vorgang der Befruchtung wieder als Folge der Vereinigung des Ei und Samenkernes zur Normalzahl ergänzt.

Ueber die Art und Weise aber, auf welche diese Reduktion vor der Befruchtung erfolgt, bestehen auch heute noch in der Hauptsache zwei grundverschiedene Anschauungen. Ein Teil der Forscher, unter ihnen besonders *O. Hertwig* und *R. Fick* erblickt in den Chromosomen keine „Individuen“, sondern nur ganz vorübergehende Bildungen der chromatischen Substanz, welche während der Kernteilungen einzig und allein aus „taktischen Gründen“ auftreten und während der Kernruhe stets im Gerüste des Kernes aufgelöst werden, verschwinden, um bei der neuen Mitose wieder von neuem zu entstehen. Sie vermuten in der Reduktion in erster Linie ein Mittel zur Halbierung der Gesamtmasse des Chromatins, die nach der Anschauung *O. Hertwigs* (1915 u. a. a. O.) und *Platners* (1885, 1889) dadurch zustande kommt, daß zwischen den beiden Reifungsteilungen das Ruhestadium ausfällt, aus welchem Grunde das Chromatin keine Gelegenheit hat, seine Masse durch neues Wachstum auf die der betreffenden Art zukommende Normalmenge zu ergänzen. Ganz abgesehen aber davon, daß der Ausfall des Ruhestadiums bisher lediglich für die weiblichen

Keimzellen mit Sicherheit erwiesen ist, über die Samenzellen liegen eine ganze Reihe von Beobachtungen vor, welche ein, wenn auch nur zu kurzes Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen beschreiben, würde durch den von O. Hertwig angenommenen Vorgang wie das schon Boveri (1892) angewendet hat, einzig und allein die Halbierung der Masse nicht aber die gleichzeitige Halbierung der Chromosomenzahl erklärt.

In offenkundigem Gegensatz zu dieser Anschauung steht die Ansicht einer ganzen Reihe von anderen Untersuchern, die in den Chromosomen selbständige Individuen erblicken, welche ihre Individualität auch während der Kernruhe bewahren und in dieser Zeit nur scheinbar verschwinden, das heißt lediglich mit unseren Untersuchungsmitteln nicht nachzuweisen sind. Die Anhänger dieser Richtung erblicken in der Reduktion ein Mittel um die Verdoppelung der Chromosomenzahl, die ohne sie bei jeder Befruchtung erfolgen müßte, zu verhindern.

Eine erhöhte Bedeutung erhielt die ganze Frage, als durch die Entdeckung der Mendelschen Regel das Verhalten verschiedener, allerdings meist nur unwichtiger, die Farbe oder äußere Form betreffender Eigenschaften bei der Vererbung erklärt wurde und es sich im Anschluß daran zeigen ließ, daß eben diese Erscheinungen in den Vorgängen der Reduktion ihre restlose Erklärung finden. Hatten schon vorher eine Reihe der namhaftesten Forscher, unter ihnen besonders Weismann die Chromosomen als ausschließliche Träger der Vererbung betrachtet, so fand diese Anschauung in der Mendelschen Regel eine wesentliche Stütze. Allerdings führten die tiefgreifenden nachweisbaren Veränderungen, welche die Kernstrukturen während der Reifung der Geschlechtszellen im Gegensatz zum Protoplasma erfahren wohl zeitweise im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Gesamtmenge des Chromatins in beiden Keimzellen gleich groß, die des Protoplasmas aber sehr verschieden ist, zu einer starken Ueberschätzung der Rolle, die den Kernen bei der Vererbung zukommt. Erst die Untersuchungen der allerneuesten Zeit haben gelehrt, daß auch das Plasma eine wichtige Rolle beim Befruchtungsvorgang spielt und diese Beobachtungen lassen es auch wahrscheinlich erscheinen, daß zahlreiche, vielleicht sogar die allerwichtigsten Eigenschaften nicht durch den Kern, sondern durch das Plasma und zwar besonders durch das der Eizelle auf die Nachkommen übertragen werden.

Wie dem aber auch sei, ob nun die Chromosomen wichtige oder unwichtige Eigenschaften übertragen, ob sie die ausschließlichen oder nur teilweisen Träger der Vererbung sind, jedenfalls steht und fällt die Frage danach, ob sie überhaupt irgendwie als Träger der Vererbung in Betracht kommen mit ihrer Individualität. Ist es doch ganz klar, daß eine bestimmte Erscheinung nur dann von einem einzelnen Formelement als solchem durch die Reihe der Generationen getragen werden kann, wenn dieses Gebilde selbst, in diesem Falle das einzelne Chromosoma, während der ganzen Zeit erhalten bleibt.

Bekanntlich war es ja *Rabl* (1886), der zuerst die Theorie der Chromosomenindividualität aufstellte, seine Annahme wurde von *Boveri* (1888) weiter ausgebaut, durch äußerst eingehende und genaue Untersuchungen gefördert und erhielt erst dadurch die hohe Bedeutung die ihr heute zukommt. Eine sehr wesentliche Stütze bekam die Theorie durch die Untersuchungen *Rückerts* (1892), welcher bei *Selachiern* zeigen konnte, daß die Chromosomen während der ganzen Entwicklung des Keimbläschens trotz der mannigfaltigsten Veränderungen, die ihre äußere Form in dieser Zeit durchmacht, als selbständige, stets voneinander abgrenzbare Individuen erhalten bleiben, daß also die Gebilde, deren Zahl durch die Reifungsteilungen halbiert wird, die nämlichen sind, welche aus der letzten Oogonienteilung hervorgingen. *Rückert* bewies demnach die Kontinuität der Chromosomen während der Ei-entwicklung und diese bildet eine Vorbedingung für die *Rabl-Boveri*-sche Individualitätstheorie. Denn es ist einleuchtend, daß in erster Linie der Nachweis erbracht werden mußte, daß die Chromosomen während der ganzen Ei- und Samenreife selbständig erhalten bleiben, war er unmöglich, so hatte auch die Untersuchung der weit schwierigeren Frage, ob die Chromosomen das Ruhestadium des Kernes überdauern, keinen Sinn mehr, denn wie sollten irgendwelche Eigenschaften durch Gebilde auf die Nachkommen übertragen werden, die zwar während des ganzen Lebens erhalten bleiben, aber kurz vor der Befruchtung, gerade dann, wenn die fragliche Fähigkeit so recht in Erscheinung treten müßte sich vollkommen auflösen, um erst später wieder neu zu erstehen?

Der Nachweis der Chromosomen in Ruhekernen ist bis heute noch nicht geglückt, ihre Individualität bildet auch jetzt noch eine unbewiesene Annahme, die allerdings sehr viel Wahrschein-

lichkeit für sich hat. Dagegen kann die Kontinuität während der Ei- und wahrscheinlich auch der Samenentwicklung wenigstens für eine ganze Anzahl von Arten als sicher bewiesen gelten, für andere erscheint sie äußerst wahrscheinlich, umso mehr, nachdem ich durch ausgedehnte Versuche am Haushuhne (1918 a) zeigen konnte, daß alle Oocyten, in deren Kernen die Chromosomen mehr oder weniger zerfallen, beziehungsweise ganz verschwunden sind, nichts anderes darstellen, als Follikel im ersten Stadium der Rückbildung. Diese kann durch äußere, ungünstige Verhältnisse bedingt sein, sie kann aber auch einen physiologischen Vorgang darstellen, denn in allen Ovarien finden sich bei allen Tierarten, soweit sich dies bis jetzt übersehen läßt, zu jeder Jahreszeit, bald vereinzelt, bald in größerer Menge atretische Follikel, bei denen die Rückbildung durch Zerfall des Chromatins eingeleitet wird (Stieve 1918 c). Das Verschwinden der Chromosomen bedeutet also stets den Untergang der betreffenden Zelle und es ist deshalb nicht angängig, derartige Rückbildungsvorgänge einzig und allein auf Grund der Tatsache, daß sie sich innerhalb der Ovarien nachweisen lassen in den normalen Entwicklungsgang der Keimzellen einzureihen, wie dies leider bisher schon oft geschehen ist.

Bekanntlich haben ja Carnoy und Lebrun (1897—1903) auf Grund ihrer am Urodelenei ausgeführten Beobachtungen in erster Linie die Lehre von der Kontinuität der Chromosomen bekämpft. Lubosch (1902) hat ihre Untersuchungen nachgeprüft und zum Teil bestätigt, zum Teil widerlegt. Das Ergebnis seiner Arbeit war nämlich folgendes: Wir haben zwei Arten von Chromosomen zu unterscheiden, solche an denen sich die Kontinuität einwandfrei nachweisen läßt, und solche die während der Eientwicklung mehrmals aufgelöst, zum Teil auch in Nucleolen umgewandelt werden und schließlich wieder vollkommen neu entstehen. Durch diesen versuchten Ausgleich der entgegengesetzten Befunde hatte die Lehre von der Kontinuität der Chromosomen scheinbar ihren letzten Stoß erhalten, da durch ihn ja wahrscheinlich gemacht wurde, daß es rein dem Spiel des Zufalls unterworfen sei, ob wirklich ein Chromosoma während der ganzen Eientwicklung erhalten bleibe oder nicht. Aber ganz abgesehen davon, daß die betreffenden Untersuchungen durch die gründlichen Arbeiten von Born (1892, 1894) schon früher, später durch die von Janssens (1904) widerlegt wurden, haben weder Carnoy und Lebrun

noch auch L u b o s c h die Rückbildungsvorgänge in den Ovarien, die sicherlich bei den Amphibien eine besonders große Rolle spielen auch nur im geringsten berücksichtigt. Schon aus diesem Grunde können ihre Untersuchungen heute nicht die geringste Beweiskraft mehr besitzen, solange sie nicht von diesem neuen Gesichtspunkt aus nachgeprüft wurden. L u b o s c h legt zwar später (1913) Gewicht darauf, daß er seine Beobachtungen nur an frisch gefangenen Tritonen ausgeführt habe, er prüfte sie sogar später nochmals nach, hat aber auch dabei die p h y s i o l o g i s c h e n Rückbildungsvorgänge in keiner Weise berücksichtigt, weshalb auch seinen letzten Untersuchungen keine höhere Bedeutung zukommt als seinen früheren.

Nach allem Vorhergesagten erschien es wohl eine dankenswerte Aufgabe, die Eientwicklung der Urodelen von neuen Gesichtspunkten aus einer eingehenden Prüfung zu unterziehen, und zwar mußte der Olm (*Proteus anguineus* Laur.) wegen der Größe seiner Zellelemente offenbar ein sehr geeignetes Objekt für solche Arbeiten bieten. Bei der hohen Wertschätzung, die dieses Tier sonst von seiten der Histologen wegen seiner im ganzen Tierreiche einzig dastehenden Größe der Zellelemente genießt, nicht umsonst wird es häufig als histologisches Schatzkästlein bezeichnet, und bei der großen Aufmerksamkeit, die seinen Lebensgewohnheiten im übrigen von den Biologen zugewendet wird, erscheint es geradezu erstaunlich, daß gerade seine Keimzellen bisher noch kaum beachtet wurden. Die Spermatogenese ist noch völlig unbekannt, nur eine kurze Mitteilung H e i d e n h a i n s (1900) beschäftigt sich mit den Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen, ohne die Entwicklungsvorgänge im einzelnen zu beobachten. Dagegen war die Eientwicklung schon zweimal Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen.

Die erste Arbeit stammt von V. S c h m i d t (1904), sie wurde aber, wie der Verfasser selbst angibt, an vollkommen unzureichendem Material ausgeführt, über dessen Herkunft keine näheren Angaben gemacht werden. Infolgedessen kann den zum Teil recht auffallenden Ergebnissen der sehr eingehenden Beobachtungen keinerlei höhere Bedeutung beigemessen werden, sie haben nur gezeigt, daß sich gerade in den durch ihre hervorragende Größe ausgezeichneten Keimzellen des Olmes die Entwicklungsvorgänge nicht in so übersichtlicher und leicht verständlicher Form abspielen, wie man sie ursprünglich wohl erwartet hatte.

In der richtigen Erkenntnis der Unvollständigkeit der betreffenden Arbeit hat es J ö r g e n s e n (1910) unternommen, die Untersuchungen von V. S c h m i d t nachzuprüfen. Auch er ging jedoch bei der Auswahl des Materials mit der gleichen Unvorsichtigkeit zuwege, wie sein Vorgänger, er untersuchte nur 5 Weibchen, die er nach langem Warten unmittelbar aus Adelsberg erhielt. Drei weitere Weibchen mußten, da sie offenbar als Folge längerer Gefangenschaft oder ungünstiger äußerer Bedingungen, denen sie vor der Erbeutung ausgesetzt waren, allerschwerste Rückbildungsvorgänge an den Ovarien zeigten, von den Untersuchungen ausgeschlossen werden. Allein auch von den ersten fünf Tieren konnte J ö r g e n s e n nicht mit Sicherheit sagen, wie lange sie vor der Konservierung unter unnatürlichen Bedingungen gelebt hatten. Auf jeden Fall war eine geraume Zeit seit ihrem Fang verstrichen bis sie in seine Hände gelangten und er hatte es wohl in erster Linie dem Zufall zu verdanken, wenn er in ihren Ovarien nicht so schwere Rückbildungsvorgänge antraf, als sein Vorgänger. Immerhin aber waren die vorgefundenen Bilder merkwürdig genug und bereiteten J ö r g e n s e n selbst schweres Kopfzerbrechen. Durch weitausschweifende Erörterungen suchte er die Lücken, die in der Unvollständigkeit des Materials gelegen waren, auszufüllen, war er doch von der Kontinuität der Chromosomen überzeugt und konnte sie an seinen Präparaten nicht nachweisen. Er beging deshalb eine *Petitio principii*, wie ihm schon oft genug vorgeworfen wurde, indem er folgerte: Weil die Chromosomen die Träger der Vererbung sind, deshalb müssen sie selbständige, kontinuierliche Gebilde sein, die ihre Individualität während der ganzen Entwicklung bewahren. Wenn sie also eine Zeitlang für uns nicht nachweisbar sind, dann ist ihr Verschwinden nur ein scheinbares, in der Unzulänglichkeit unserer Untersuchungsmethoden begründetes. Da jedoch die Annahme, daß die Chromosomen tatsächlich die Träger der Vererbung sind, noch nicht bewiesen ist, so dürfen wir auf sie keinesfalls irgendwelche Theorien aufbauen, im Gegenteil, wir wollen ja aus dem Verhalten der Chromosomen während der Reifung der Geschlechtszellen Anhaltspunkte für die ihnen zukommenden Eigenschaften gewinnen. Denn wie schon erwähnt, ist die Kontinuität der Chromosomen die Vorbedingung für die Möglichkeit einer Uebertragung von Eigenschaften durch sie.

Wohl das wichtigste Ergebnis, das die Untersuchungen J ö r-

gensens gezeitigt hatten war der Nachweis, daß tatsächlich einige der Kernformen, die V. Schmidt in die normale Oogenese einreichte, nichts anderes sind als Rückbildungsformen, wahrscheinlich verursacht durch die schädigenden Einflüsse des Gefangenlebens. Ein solcher Einfluß war bis dahin so gut wie unbekannt oder wenigstens unbeachtet geblieben, auch Jørgensen maß ihm keine höhere Bedeutung bei. Und doch hätten ihm die Ergebnisse seiner Untersuchungen einen Fingerzeig geben müssen, wie ungeheuer empfindliche Gebilde die Keimzellen sind, und zwar sind es in erster Linie die Strukturen des Kernes, also die Chromosomen, die durch scheinbar unbedeutende Veränderungen im äußeren Leben des Individuums in der tiefgreifendsten Weise verändert werden. Hier lag der Weg offen, die Frage nach der Kontinuität der Chromosomen von einem vollkommen neuen Gesichtspunkt anzugehen und wie meine Beobachtungen an Hühnern (1913, 1818 a) und an Dohlen gezeigt haben und weitere Untersuchungen sicher noch zeigen werden, auch zu lösen.

Die eingehende Untersuchung der Entwicklung der Keimzellen des Olmes erschien also eine viel Erfolg versprechende, dankenswerte Aufgabe, sie führte in bezug auf die Spermatogenese auf vollkommen unerforschtes Gebiet. Jedoch auch eine neue Bearbeitung der Oogenese unter Berücksichtigung der erwähnten Gesichtspunkte erschien wünschenswert, denn wenn hier die Verhältnisse auch sicher nicht ganz einfach lagen, so mußte doch nachgesehen werden, inwiefern die merkwürdigen, von Jørgensen beschriebenen Formen natürlichen Bildern entsprechen oder lediglich Rückbildungsvorgänge darstellen, welche sich aus physiologischen oder pathologischen Gründen, zum Teil als Folge der veränderten äußeren Bedingungen an den Ovarien abspielen.

Die erste Anregung zu diesen Untersuchungen erhielt ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Rückert in München, dem ich auch an dieser Stelle für seinen erfahrenen Rat meinen verbindlichsten Dank ausspreche. Desgleichen bin ich der Kgl. Bayr. Akademie der Wissenschaften in München zu Dank verpflichtet, die mir einen namhaften Betrag aus der Samsonsstiftung zur Förderung meiner Untersuchungen zur Verfügung stellte.

Ursprünglich hatte ich nur die Absicht, die Eientwicklung des Olmes zu bearbeiten, ich entschloß mich aber bald, zuerst mein Augenmerk der Samenentwicklung zuzuwenden, da ich sie an meinem

Material lückenlos verfolgen konnte und da sich aus ihr wichtige Rückschlüsse auf die Oogenese ziehen lassen. Zudem ist die Samenentwicklung ja noch nicht bearbeitet. Meine Untersuchungen begannen im Frühjahr 1914 und wurden durch den Krieg häufig auf Jahre unterbrochen. Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Spermatocytogenese habe ich in einer vorläufigen Mitteilung (1918 b) kurz mitgeteilt.

Material und Technik.

Alle diesen Untersuchungen zugrunde liegenden Olme beschaffte ich mir selbst während eines längeren Aufenthaltes in Adelsberg im Frühjahr 1914, beziehungsweise, ich ließ sie mir an Ort und Stelle durch einen Olmjäger besorgen, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß der betreffende Mann mir wirklich nur freilebende und nicht längere Zeit gefangen gehaltene Tiere verschaffte¹⁾. Besonderen Wert legte ich auch darauf, daß die Olme unmittelbar von ihren natürlichen Aufenthaltsorten stammten und nicht vor der Gefangennahme an irgendeinem Grottenwinkel abgeschlossen oder durch Hochwasser an Plätze versprengt waren, welche ihnen nicht die zu ständigem Gedeihen notwendigen Bedingungen boten. Meine Beobachtungen, die ich dabei über das Freileben und die Art der Fortpflanzung des Olmes ausführen konnte, habe ich an anderer Stelle mitgeteilt (1919), weshalb ich hier nicht mehr näher auf sie einzugehen brauche. Im Gegensatz zu K a m m e r e r (1912), halte ich aber die Oviparität, nicht die Viviparität für die gewöhnliche Art der Fortpflanzung des Olmes.

Im ganzen erhielt ich 27 männliche Olme, deren Hoden ausnahmslos in Schnittserien zerlegt und untersucht wurden. Bei 22 von ihnen befanden sich die Keimdrüsen im Ruhezustand, bei den 5 übrigen waren alle Entwicklungsstadien bis zu reifen Spermatozoen vorhanden. Auffällig war dabei der große Unterschied im Entwicklungszustand der Hoden der einzelnen Tiere, der fast den Eindruck erweckte, als ob die Fortpflanzung des Olmes nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden sei. In den unterirdischen

¹⁾ Ein Exemplar, das lange Zeit in Gefangenschaft gehalten war erhielt ich durch die lebenswürdige Vermittlung des bekannten Münchner Serpetologen H. Sellmayr, dem ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

Höhlen herrschen ja jahraus, jahrein die nämlichen Bedingungen, so daß einer solchen Annahme nichts im Wege steht. Die Versuche Kammere's, welche eine gewisse Periodizität der Brunstperiode für den Olm zeigen, beziehen sich nur auf Befunde an gefangenen Tieren und besitzen deshalb keine Beweiskraft. Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Proteen befand sich, wie eben erwähnt, der Hoden vollkommen im Ruhezustand, bei vieren zeigte er mehr oder weniger weit fortgeschrittene Entwicklung, bei einem befand er sich auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit, bei ihm konnte ich auch massenhaft Spermatozoen in den ableitenden Samengängen nachweisen. Einige der Tiere hatten die Brunstperiode kürzere oder längere Zeit hinter sich, bei ihnen bildete sich der Ruhezustand wieder aus, bei einzelnen fanden sich noch reife Spermatozoen, jedoch keine Spermatocyteteilungen.

Das bearbeitete Material ist ein verhältnismäßig kleines und erfüllt vor allem nicht die Bedingung, die ich sonst als erste Grundlage für jede Untersuchung einer Ei- oder Samenentwicklung aufgestellt habe, daß sie nämlich die Verhältnisse während eines ganzen Jahres berücksichtigt. Wenn ich trotzdem schon jetzt zur Veröffentlichung meiner Untersuchungsergebnisse schreite, so bewegen mich dazu zwei Gründe: Erstens lassen sich die gewonnenen Bilder lückenlos, ohne Hilfhypothesen an einander reihen, die ganze Spermatogenese liegt klar vor, auch fand ich alle Stadien bei mehreren Individuen in größerer Anzahl, so daß ich sicher sein kann, nicht durch irgendwelche individuellen Verschiedenheiten oder Zufälligkeiten getäuscht worden zu sein. Zweitens wird es bei den jetzigen unruhigen Zeiten doch für lange Jahre hinaus unmöglich sein, frisch gefangene Olme zu bekommen. Aber auch die früher bestehenden günstigen Friedensverhältnisse vorausgesetzt, ist es nicht sicher, ob es jemals gelingen wird ein ganzes Jahr hindurch regelmäßig frisch gefangene Olme zu erhalten, ja man kann nicht einmal wissen, ob hier selbst jahrelang fortgesetzte Bemühungen zu dem gewünschten Ergebnis führen. Bekanntlich hatte ja Schreibers (1801—1819) zwei Jahre lang jeden Monat angeblich frisch gefangene Olme aus Adelsberg erhalten, unter diesen befand sich jedoch niemals ein vollkommen geschlechtsreifes Weibchen, über die Männchen werden keine näheren Angaben gemacht. Es bleibt also immerhin fraglich, ob ein zahlenmäßig größeres Material auch noch günstigere Objekte liefert, als sie mir während meines immerhin

recht langen Aufenthaltes in Adelsberg ein glücklicher Zufall in die Hände spielte.

Auf Grund der an zahlreichen Objekten gesammelten Erfahrungen müssen wir wohl sagen, daß trotz der ungeheuren Verbesserung, welche die histologische Technik gerade in den letzten Jahrzehnten erfahren hat, doch kein Fixierungsmittel allen Anforderungen entspricht d. h. die Gewebe genau in der Art und Weise erhält und ihren Bau für unsere Untersuchungen zugänglich macht, wie sie im Leben waren. Aus diesem Grunde ist es unbedingt notwendig, bei jeder Untersuchung, die sich mit der feineren Struktur der Zellen beschäftigt, mehrere, in ihrer Wirkung möglichst verschiedene Konservierungsmittel zu verwenden und die mit ihnen gewonnenen Ergebnisse zu vergleichen. Denn nur so wird es gelingen, Fixierungsartefakte wenigstens mit einiger Sicherheit von normalen Bildungen zu sondern. Ein schwerer Fehler ist es dagegen, wenn man, wie dies leider häufig genug geschehen ist, für die Untersuchung von Kernstrukturen nur ein einziges Konservierungsmittel anwendet, noch dazu eines von der Art des Flemmingschen Gemisches, über dessen Brauchbarkeit bekanntlich die Ansichten sehr stark auseinander gehen. Bei einem solchen Vorgehen vermag man nie festzustellen, ob eine Zellform, besonders wenn es sich bei ihr um ein etwas außergewöhnliches Bild handelt, tatsächlich den im Leben vorhandenen Verhältnissen entspricht oder lediglich ein Kunsterzeugnis ist. Finden sich dagegen die nämlichen Bilder bei Anwendung der verschiedensten Konservierungsmittel, die teils mehr quellende, teils mehr schrumpfende Wirkung besitzen, dann läßt sich wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß wir es mit tatsächlich vorhandenen Bildungen zu tun haben, besonders wenn sie in gleicher Weise durch verschieden wirkende Agentien erhalten werden.

Als hauptsächlichste Fixierungsmittel kamen in Anwendung:

1. konzentrierte wässrige Sublimatlösung, mit einem Zusatz von 5% Eisessig. Mit diesem Gemisch erzielte ich durchwegs die besten Ergebnisse; es dringt rasch und sehr tief ein, Kern und Protoplasma werden gleich gut erhalten, auch lassen sich bei vorsichtiger Ueberführung in stärkeren Alkohol und gründlicher Jodierung im Stück, alle Schrumpfungsvorgänge vermeiden. Weiterhin können die meisten Färbungen an den so behandelten Stücken gut ausgeführt werden.

2. Konzentrierte alkoholische Sublimatlösung. Sie erzeugt stärkere Schrumpfung als die vorige, besonders im Protoplasma, liefert aber im großen und ganzen sehr brauchbare Bilder und eignet sich besonders gut zur Darstellung der Kernstrukturen.

3. Carnoy'sches Gemisch. (Alkohol 60%, Chloroform 30%, Eisessig 10%) lieferte ebenfalls recht brauchbare Ergebnisse, besonders was die Kernstruktur anbelangt. Das Plasma erscheint dagegen meist schlecht erhalten, häufig stark zerrissen, die Sphäre kaum darstellbar.

4. Pikrinsäure-Sublimat in dem von Rabl angegebenen gegenseitigen Mengenverhältnis. Es fixiert im allgemeinen gut, sowohl Kern als auch Plasmastrukturen, erschwert jedoch eine ganze Reihe von Färbungen, bzw. macht sie unmöglich, so besonders die Dreifachfärbung nach Flemming und die nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain. Da das Gemisch außerdem nicht die geringsten Vorzüge vor den unter 1—3 aufgeführten bietet, so läßt es sich leicht entbehren, besonders da die Weiterbehandlung der Schnitte bis zur unbedingt notwendigen völligen Entfernung der Pikrinsäure oft sehr lange Zeit in Anspruch nimmt.

Bei allen den obengenannten Flüssigkeiten wurden die guten Ergebnisse nur bei kalter Anwendung erzielt, wenn also das Fixierungsmittel Zimmertemperatur besaß. Bei heißer Anwendung, also bei Temperaturen von 25—50 Grad und darüber, wie sie ja bei Warmblütern oft recht schöne Erfolge zeitigt, waren die Ergebnisse durchweg wesentlich schlechter. Dies erklärt sich wohl daraus, daß die Gewebe des Olmes besonders wasserreich sind und deshalb durch die plötzliche Verbringung in heiße Flüssigkeiten zu stark irritiert werden, die Wasserabgabe ist eine sehr beträchtliche und wahrscheinlich ungleichmäßige und dadurch erklären sich die mit diesem Verfahren erzeugten schweren Zerreißen und Schrumpfungen.

Weiterhin kam in Anwendung: 5. das Flemmingsche Gemisch, stark oder schwach, entweder bei Zimmerwärme oder aber bei einer Temperatur von 50 Grad. Die Ergebnisse die ich damit erzielte, waren durchweg schlecht. Gut fixiert erschienen lediglich die Kerne des Bindegewebes, auch der jüngsten Spermatogonien, außerdem die reifen Spermatozoen. Bei jedem mit diesem Gemisch konserviertem größeren Gewebstück lassen sich jedoch drei Zonen unterscheiden, eine äußerste von etwa $\frac{1}{2}$ mm Dicke, in der jegliche

feinere Zellstruktur zerstört ist, die Spermatogonien scheinen in einem homogenen Syncytium zusammenzuliegen, ebenso die Spermatocyten, ihre Kerne sind bläschenförmig, der Inhalt erscheint homogen, nur vereinzelte Chromatinbrocken oder während der Mitose die Chromosomen heben sich klar und scharf, fast wie Bakterien von der übrigen Masse ab. Die nächst tiefere Schicht ist meist besser erhalten und zeigt größtenteils ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Anwendung geeigneter Fixierungsflüssigkeiten, ihre Dicke ist verschieden, sie beträgt meist auch nur ein bis zwei Millimeter. Auf sie folgt dann wieder eine ganz schlecht erhaltene Schicht, deren Mächtigkeit sich nach der Größe der Gewebsstücke richtet.

Offenbar wirkt in der oberflächlichsten Lage die Osmiumsäure zu heftig ein und es kommt deshalb zu einer vollkommenen Zerstörung aller feineren Gewebstrukturen. Auf diese Tatsache hat schon Flemming selbst (1895) aufmerksam gemacht, er zeigte „daß nämlich an damit (mit Chromosmium-Essigsäure) fixierten Stücken die Kerne in der Peripherie ein ganz anderes Aussehen haben, als im Inneren, in dem sie an ersterer Stelle nur die Nucleolen, an letzterer nur die Chromatingerüste deutlich zeigen“. Er führt diese Wirkung der Osmiumsäure auf feinste Ausfällungen zurück, welche das Chromatingerüst verdecken sollen und lehnt die schon von Rawitz (1895 b) geäußerte Ansicht, es handle sich um eine vollständige Zerstörung der Kernstruktur, mit der Begründung ab, daß sich auch in den oberflächlichsten Schichten das Kerngerüst häufig noch darstellen lasse, so besonders bei Anwendung von Eisenhaematoxylin, nur nicht in der gleichen Deutlichkeit wie in den tieferen Schichten. Flemming hält das Chromatingerüst der jüngsten Spermatogonien im Gegensatz zu demjenigen der Spermatocyten oder der Bindegewebszellen für zu zart, als daß es sich vermittels der Osmiumsäure darstellen ließe, glaubt vielmehr, daß es durch feinste, gleichmäßige Ausfällungen im Kernsaft verdeckt wird. Eine solche Verdeckung wäre aber wohl nur rein mechanisch denkbar und das ist nach meiner Ansicht unmöglich, denn auf Schnitten müßten dann an einzelnen Stellen stets noch die Chromatin und Lininfäden zum Vorschein kommen. Außerdem lassen sich aber in den oberflächlichsten Schichten der Präparate die Kernstrukturen auch mittels der Eisenhaematoxylinmethode nicht sichtbar machen, sie sind vielmehr trotz ihrer an gut fixierten Stellen

erkennbaren Stärke und Deutlichkeit vollkommen verschwunden und es liegt deshalb wohl der Gedanke nahe, daß es sich bei den vorgefundenen Bildern um eine chemische Zerstörung aller feineren Strukturen handelt, der nur die gröberen Klumpen und Brocken, gleichgültig ob dies nun Chromosomen, Nucleolen oder sonstige Einschlüsse im Kern und Protoplasma sind, widerstehen.

Wie dem aber auch sei, wir müssen mit dieser Wirkung der Chromosmiumessigsäure rechnen und müssen sie aus diesem Grunde im Gegensatz zu Jörgensen als ungeeignet zum Studium der feineren Kernstrukturen bezeichnen. Damit soll jedoch keineswegs bestritten werden, daß sie zu anderen Zwecken recht gute Dienste leisten kann, so besonders zur Anschaulichmachung der Fettsubstanzen und der Granula, wo sie durch kein anderes Mittel in geeigneter Weise ersetzt werden kann. Auch wenn es sich um die Feststellung der Zahl der Chromatinelemente während der Mitose handelt, ist sie recht gut zu verwerten, da sie alle anderen störenden Kernstrukturen entfernt und lediglich die Chromosomen, kleiner als bei sonstigen Fixierungsmethoden, dafür aber um so schärfer von der Umgebung abgesetzt, zur Anschauung bringt. Aber nur in diesen beiden Fällen will ich ihrer Verwendung das Wort reden, im übrigen können alle an flemmingfixierten Präparaten gewonnenen Ergebnisse nur dann verwertet werden, wenn sie mit den an anders konservierten Organen erhobenen Befunden übereinstimmen.

Ebenso schlechte Erfahrungen machte ich mit allen anderen Fixierungsmitteln, die gleichfalls Osmiumsäure, gleichgültig in welcher Konzentration enthielten. Sie zeigten durchwegs die nämlichen Fehler wie das Flemmingsche Gemisch ohne irgendwelche Vorzüge zu bieten. Leidlichen Erhaltungszustand, der immerhin eine Verwertung zu diesen Untersuchungen zuließ, zeigten dagegen die Hoden einiger Olme, die nach Eröffnung der Bauchhöhle ohne Herausnahme der Organe ganz in 96% Alkohol fixiert wurden. Sie boten ähnliche Bilder, wie die mit Carnoyschem Gemisch behandelten Gewebsstücke.

Die Weiterbehandlung nach der Fixierung war die gewöhnliche, die zur Darstellung der Fettmassen osmierten Stücke wurden der Anweisung Starks (1895) entsprechend längere Zeit, bis zu 48 Stunden in ganz schwachem Alkohol belassen und erst dann in höherprozentigen überführt. Die Einbettung erfolgte in Paraffin

von 52 Grad Schmelzpunkt und in vereinzelt Fällen zu Kontrollzwecken in Celloidin, um festzustellen ob die bei der Paraffineinbettung nötige Erwärmung sich irgendwie störend geltend machte. Da ein solcher Einfluß jedoch nicht festgestellt werden konnte, kam die Celloidineinbettung wegen der größeren Umständlichkeit nur selten zur Anwendung. Die Stücke wurden in Schnittserien von 5—15 μ Dicke zerlegt und mittels Wassers aufgeklebt. Dabei entstanden allerdings häufig leichte Zerreißen, bedingt durch die ungleichmäßige Ausdehnung des Paraffins auf der Oberfläche des leicht erwärmten Wassers. Dieser Uebelstand kann durch gewöhnliches Anheften der Schnitte mittels Eiweiß-Glycerins vermieden werden, er bietet jedoch keinerlei Nachteile bei der mikroskopischen Untersuchung, wo hingegen bei der Andrückungsmethode häufiger Falten und Unebenheiten entstehen, welche die Beobachtung nicht unwesentlich stören, ja sogar stellenweise unmöglich machen.

Von Färbungen kam die Stückfärbung mit Boraxkarmin zur Anwendung, die sehr gute Ergebnisse lieferte, dann die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinmethode, mit der gleichfalls sehr klare und schöne Bilder erzielt wurden, sie bedurfte jedoch auch hier wegen der ihr anhaftenden Mängel der ständigen Nachprüfung an anders behandelten Objekten.

Prächtige und besonders klare Bilder lieferte auch hier wieder die Dreifachfärbung nach Flemming, die in folgender Weise zur Anwendung gebracht wurde. Die Stücke wurden in Sublimat-eisessig fixiert und gründlich jodiert. Die Schnitte wurden in der gewöhnlichen Weise in Wasser überführt und kamen dann für 24 Stunden in eine Safranin-Anilinlösung nach B a b e s. Durch Anwendung dieses Gemisches an Stelle der 1% Lösung in 50% Alkohol, wie Winiwarter und Sainmont (1912) sie vorschlagen, werden die in der Art des verwendeten Safranins begründeten Schwierigkeiten größtenteils ausgeschaltet. Nach kurzem Abspülen in Wasser kommen nun die Schnitte abermals für 24 Stunden in eine 1% wässrige Lösung von Gentianaviolett, werden hierauf in destilliertem Wasser mehrmals abgespült und gelangen dann für 15—30 Minuten in eine konzentrierte Lösung von Orange G. Hierauf erfolgt Abspülen in 50% Alkohol und dann Ueberführen in absoluten Alkohol, dem auf 100 ccm ein Tropfen einer 1% Salzsäurelösung zugesetzt ist. In ihm bleiben die Schnitte bis keine kräftigen Farbwolken mehr auftreten. Hierauf erfolgt die Ueber-

führung in reinen absoluten Alkohol, der mehrmals rasch hintereinander gewechselt werden muß, um alle etwa noch vorhandene Säure zu entfernen, dann in eine Mischung von gleichen Teilen Alkohol und Nelkenöl, in der die unter dem Mikroskop zu beobachtende Differenzierung erfolgt. Schließlich Uebertragung in reines Nelkenöl, Xylol und Einbetten in vollkommen säurefreien Balsam. Im großen und ganzen erfolgt die Färbung ähnlich, wie sie *Winiwarter* und *Sainmont* (1912) angeben, nur mit einigen Abänderungen. Sie ist ziemlich umständlich, jedoch nicht schwer auszuführen und liefert bei gutem Gelingen sehr schöne Bilder. Dann besitzt sie noch den Vorteil, daß sie eigentlich nicht völlig mißglücken kann, die gezeitigten Ergebnisse sind vielmehr stets so, daß alle Kernstrukturen klar und deutlich zutage treten, nur überwiegt bald mehr das Safranin, bald das Gentianaviolett und dementsprechend erscheinen die Chromosomen bei gutem Ausfall der Färbung, leuchtend rot, sonst violett. Was die Haltbarkeit betrifft, so kann ich mir ein abschließendes Urteil immer noch nicht erlauben, Präparate die vor nunmehr 18 Monaten angefertigt wurden, zeigen die Farben noch in der ursprünglichen Frische, es scheint aber, daß bei längerer Aufbewahrung, besonders wenn die Präparate stark dem Licht ausgesetzt waren und besonders dann, wenn nicht ganz einwandfreies Xylol oder Balsam verwendet wurde, doch ein Abblässen erfolgt. Dies darf jedoch kein Grund sein, die sonst so schöne und brauchbare Färbung, deren Ergebnisse aus Tafel 1 zu ersehen sind, als ungeeignet zu bezeichnen.

Wie schon erwähnt, wendete ich die Methode stets nach Fixierung mit Sublimateisessig an, ohne die Präparate, wie diese *Winiwarter* und *Sainmont* vorschreiben, noch in Chromosmium-Essigsäure zu bringen. Ein schlechterer Ausfall gegenüber Flemming-fixierten Stücken konnte dabei nicht festgestellt werden, im Gegenteil, so wurde die schädliche Einwirkung der Osmiumsäure, die sich selbst noch nach vorheriger anderweitiger Fixierung geltend macht, selbstverständlich ausgeschaltet.

Außerdem kamen noch zahlreiche Doppelfärbungen zur Anwendung, so besonders mit Safranin-Lichtgrün, dann die verschiedensten progressiven und regressiven Kernfärbemethoden und schließlich zur Darstellung der Nucleolen, noch die Dreifachfärbung nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain. Sie lieferten durchwegs klare und schöne Bilder, was wohl in der beträchtlichen Größe der einzelnen

Zellelemente seine Begründung hat, die alle Unterschiede deutlich hervortreten läßt.

In dieser Hinsicht rechtfertigte der Olm also alle Hoffnungen, die ich in ihn gesetzt hatte, denn er übertrifft an Klarheit der Zellbilder wohl jedes andere Objekt. Die Größe der einzelnen Elemente, besonders im Hoden, ist ja nicht sehr viel beträchtlicher als bei *Salamandra maculosa*, jedoch wird die Uebersichtlichkeit wesentlich erhöht durch die geringe Zahl von Chromosomen. Diese beträgt nämlich nur 18, im Gegensatz zu 24 beim Feuersalamander (M e v e s 1897). Allerdings stößt die Feststellung dieser Zahl oft auf recht erhebliche Schwierigkeiten, die gerade in der beträchtlichen Größe der Zellen und Chromosomen begründet sind. Nur in Ausnahmefällen, d. h. bei der Polansicht der Spindel in der Aequatorialplatte, liegen alle Chromosomen auf einem Schnitt von 10—15 μ Dicke vereinigt und lassen so eine einwandfreie Zählung ohne weiteres zu. Meist mußte aber, da die Untersuchung dickerer Schnitte aus rein technischen Gründen nicht gut durchführbar war und die Chromatingebilde einer Zelle deshalb fast stets auf mehrere Schnitte verteilt lagen, zur Ermittlung der Zahl das Rekonstruktionsverfahren angewendet werden. Es wurden von der nämlichen Zelle 3—6, häufig auch noch mehr Skizzen, in verschiedenen Einstellungsebenen auf Pauspapier angefertigt. Durch Aufeinanderlegen dieser Zeichnungen gelang es dann meistens die gewünschte Klarheit zu erhalten und nur selten blieben undeutliche oder zweifelhafte Stellen übrig, welche die Beurteilung erschwerten.

In einem Punkte aber zeichnet sich der Olmhoden grundlegend vor allen anderen ähnlichen, wenigstens mir bekannten Objekten aus, nämlich in der Klarheit der Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien. Im reifen Hoden finden sich nämlich im einen Pol noch Spermatogonien, zum Teil in Teilung begriffen, im entgegengesetzten Pol aber reife Spermatozoen. Dazwischen liegen nun in den Ampullen und Cysten alle Uebergänge, welche die beiden Stadien miteinander verbinden und zwar in der Reihenfolge, wie sich die Spermatogenese abspielt. Man braucht daher nur den Hoden in der Richtung der „Entwicklungswelle“ von einem Pol zum anderen unter dem Mikroskop zu verschieben und sieht so die ganze Spermatogenese sich abwickeln. Irgendwelche Zweifel über die Seriation der Bilder können nicht aufkommen, abgesehen vielleicht von den Stadien, welche zwischen den beiden

Reifungsteilungen liegen, da sich hier die Vorgänge sehr rasch abspielen. Als Folge davon liegen hier nicht so viele Zellen vom gleichen Bau beieinander als in den übrigen Hodenpartien, in denen meist alle in einer Samenampulle vereinigten Gebilde sich im gleichen Entwicklungszustand befinden. Es können deshalb hier vielleicht manchmal leichte Bedenken über die Reihenfolge der Vorgänge auftauchen. Bei einiger Aufmerksamkeit und Erfahrung lassen sich jedoch auch an diesen Stellen Fehler leicht vermeiden und man kann deshalb ruhig sagen, daß der Olmhoden ein Objekt ist, an dem sich die Vorgänge der Spermatogenese in chronologischer Anordnung beobachten lassen, ähnlich wie vielleicht die letzten Vorgänge der Oogenese in den Eileitern mancher Tiere. Welch ungeheure Vorzüge gerade diese Tatsache bietet weiß jeder, der sich mit dem Studium der Samen- oder Eientwicklung irgendeiner Tierart eingehender beschäftigt hat.

Der mikroskopische Bau des Hodens.

Die Hoden der meisten untersuchten Olme befanden sich im Ruhezustand und unterschieden sich weder makroskopisch noch auch in Hinsicht auf den histologischen Bau wesentlich voneinander. Sie stellen 20—40 mm lange, etwa 1 mm dicke, fadenförmige, gelblich-weiße Gebilde dar, die beiderseits in der Bauchhöhle den kranialen Partien der Niere aufliegen. Eine Segmentierung oder sonstige Gliederung ist an ihnen nicht vorhanden, nur in ganz vereinzelt Fällen findet sich vor dem kranialen oder hinter dem kaudalen Pol noch ein kleiner 2—3 mm langer akzessorischer Hoden, als Zeichen der ursprünglich metameren Anlage des Organes, der mit dem Haupthoden durch einen dünnen Bindegewebsstrang vereint ist.

Auf Schnitten ergibt sich folgendes Bild: Durch das ganze Organ verläuft in der Längsrichtung eine kräftige Arterie, eingebettet in lockeres Bindegewebe. Aus diesem setzt sich auch das ganze Interstitium des Hodens zusammen, seine einzelnen Elemente sind größtenteils lange, spindelförmige Zellen mit verhältnismäßig kleinem Kern, der sich in seiner Form dem umgebenden Gewebe anpaßt. Er erscheint bald längsoval, bald mehr drei- oder viereckig, in seltenen Fällen kreisrund. Das Bindegewebe ist sehr reich an Kapillaren und Lymphspalten, es umschließt das eigentliche Hodenparenchym. Dieses besteht aus ovalen Ampullen, die mit ihrer

Längsachse senkrecht zur Längsachse des Hodens stehen, in ihnen finden sich die Spermatogonien nebst den zugehörigen Follikelzellen. Auf die Einzelheiten im Bau der Spermatogonien werde ich erst später zu sprechen kommen, meist sind es große Gebilde von 25—35 μ Durchmesser mit großem, kugelförmigen Kern, sehr häufig zeigen sie mehr oder weniger deutliche Anzeichen des Zerfalles. An einzelnen Stellen finden sich unter ihnen auch stets Bilder von Zellteilungen und zwar handelt es sich dabei ausschließlich um indirekte Mitosen.

Die Follikelzellen sind in ihrer Form und in bezug auf die Färbbarkeit den Elementen des Bindegewebes ähnlich, der Protoplasmaleib ist meist sehr klein, zeigt netzige Struktur und bei Sublimat-eisessig-Fixierung keinerlei Einlagerungen. Bei Flemmingfixierung findet man in ihnen fast stets vereinzelte größere oder ganze Haufen von kleineren Körnchen, die durch die Osmiumsäure geschwärzt sind, also Fett oder fettähnliche Substanzen darstellen. Der Kern ist groß, bald längsoval, bald mehr halbmondförmig oder dreieckig gestaltet. Die Follikelzellen passen sich in ihrer Form ganz dem umliegenden Gewebe an und schmiegen sich den einzelnen Spermatogonien, die sie umkleiden eng an, drängen sich auch wohl an verschiedenen Stellen zwischen zwei sehr naheliegenden Samenzellen und nehmen dabei die verschiedensten Gestalten an. Der Kern zeigt sehr deutliches Chromatingerüst, klaren Kernsaft und keinerlei Einlagerungen von Nucleolen oder ähnlichen Gebilden. Er ist in Hinsicht auf seine Struktur nicht von den Kernen der jüngsten Spermatogonien zu unterscheiden und es gelingt auch nicht festzustellen ob beide einer einzigen Gewebsart entstammen. Diese Frage ließe sich nur an embryonalem Material entscheiden. Jeder Spermatogonie sind drei bis vier Follikelzellen angelagert.

Wie schon erwähnt, finden sich unter den Spermatogonien stets einzelne, welche sich mitotisch teilen. Direkte Teilungen konnte ich nirgends beobachten, dagegen zahlreiche Spermatogonien mit gelappten, seltener ring- und hantelförmig gestalteten Kernen. Diese tragen meistens mehr oder weniger deutliche Zeichen des Zerfalles an sich. Ich halte deshalb alle diese Zellbilder im Gegensatz zu Meves für regressive Formen, will jedoch hier nicht näher auf sie eingehen, da ich erst in einer späteren Arbeit die physiologischen Rückbildungsvorgänge, die sich im Olmhoden nachweisen lassen, ausführlich schildern will.

Der Ausfall, der durch dieses ständige Zugrundegehen von Spermatogonien erzeugt wird, ist offenbar ein sehr kleiner, da der ganze Vorgang der Rückbildung sehr lange Zeit beansprucht und sich wohl über Monate, vielleicht über Jahre erstreckt. Er wird ausgeglichen durch die dauernd stattfindende Vermehrung, welche ihren Ausdruck findet in den in jedem Hoden vorhandenen Bildern der indirekten Zellteilung. Diese finden sich nur sehr vereinzelt im ganzen Organ zerstreut und betreffen niemals alle in einer Ampulle liegenden Spermatogonien, geschweige denn ganze Bezirke des Hodens.

Eine Massenvermehrung der Spermatogonien erfolgt erst, wenn die eigentliche Geschlechtsperiode beginnt. Bis dahin wird jede Spermatogonie von mehreren Follikelzellen umgeben. Nunmehr findet man jedoch alle Spermatogonien eines Hodenabschnittes in Teilung begriffen und mehrere Elemente im gleichen Stadium der Mitose zu einer Cyste vereinigt gemeinsam von Follikelzellen umgeben. Der Inhalt einer Cyste stammt also stets von einer einzigen Spermatogonie ab, ihre Vermehrung geht sozusagen rythmisch vor sich. Sie beginnt gewöhnlich am kranialen Pole des Hodens, wie dies auch Meves (1897) und Nußbaum (1906) für ihre Objekte nachweisen konnten, schreitet von da aus über das ganze Organ fort und hat eine sehr beträchtliche Volumszunahme zur Folge, da sich die einzelnen Ampullen sehr beträchtlich erweitern und besonders verlängern. Die Follikelzellen nehmen an der Vermehrung nicht oder nur in ganz geringem Maße teil. Sie entfernen sich während der Vergrößerung der Cysten mit ihren Kernen mehr und mehr voneinander, während ihr Plasmaleib sich abplattet und stark in die Breite gezogen wird. So schließen sie lange Zeit hindurch alle Cysten einer Ampulle vollkommen gegeneinander ab. Die Wand dieser letzteren besteht aus einer ziemlich dicken, äußerst blutgefäßreichen Bindegewebshülle, welche sie vom Stroma des Hodens deutlich abgrenzt. Diese Ampullen, oder besser gesagt Samensäckchen, bilden die eigentlichen Einheiten, aus denen sich jeder Hoden zusammensetzt. Sie liegen radiär gestellt, mit ihrer etwas breiteren Basis gegen die Oberfläche des Organes zu und ziehen sich gegen das bindegewebige Septum, in welchem die Hauptarterie verläuft, spitz aus, um schließlich in einen Ausführungsgang auszumünden. Dieser selbst ist von einfachem Zylinderepithel ausgekleidet. Jede Ampulle besitzt ihren besonderen Ausführungs-

gang, von denen sich mehrere wieder zu sekundären Gängen vereinigen. Die bindegewebige Hülle der Ampulle setzt sich unmittelbar in die Membrana propria der Ausführungsgänge fort.

Durch die Massenvermehrung der Spermatogonien erfährt jede Spermatocyste eine sehr beträchtliche Vergrößerung, als deren Folge dann auch die ganzen Samensäckchen wesentlich erweitert werden. Die Cysten behalten dabei ihre kugelige Form stets mehr oder weniger deutlich, sie verschieben sich jedoch in ihrer gegenseitigen Lage nach der Stelle des geringsten Druckes, also der Oberfläche des Hodens zu. Als Folge dieses Vorgangs werden die Ampullen in radiärer Richtung sehr beträchtlich erweitert, viel stärker als in querer Richtung. Sie verlieren dabei ihre ursprüngliche ovale Gestalt und stellen schließlich radiär gestellte, lange kegelförmige Gebilde mit peripherer Basis und zentraler in den Ausführungsgang mündender Spitze dar. Auf ihrer Verlängerung beruht in erster Linie die wesentliche Verdickung, die der Hoden in der Brunst erleidet. In den zentralsten Teilen der Samensäckchen, unmittelbar über der Einmündung in den Ausführungsgang finden sich stets, unabhängig vom Zustand des übrigen Ampulleninhaltes noch einige kleine Nester von großenteils in Degeneration begriffenen Spermatogonien, umgeben von ihren Follikelzellen, die Restspermatogonien *Nußbaum*s. Sonst ist zu Beginn der Brunst die ganze Ampulle ausgefüllt von Gruppen sich teilender Spermatogonien und von Spermatocyten (Abb. 1).

Ob die Follikelzellen während dieses Vorganges gleichfalls eine Vermehrung erfahren oder nicht, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Mitosen konnte ich nur ganz ausnahmsweise in ihnen nachweisen. Jedenfalls, wenn überhaupt eine solche Vermehrung, wie sie *Nußbaum* an seinen Präparaten feststellte, regelmäßig stattfindet, dann hält sie auf keinen Fall mit der der Spermatogonien gleichen Schritt, sondern bleibt weit hinter ihr zurück. Denn am Ende der Vermehrungsperiode enthält eine Cyste etwa 64 oder 128 Spermatocyten, die von nur 4—6 Follikelzellen umgeben sind. Ein Kanal, der schließlich den reifen Spermatozoen als Ausführungsgang dient, läßt sich innerhalb der Ampulle nicht nachweisen. Weite Lymphspalten zwischen den Cysten, die besonders während der Vermehrungsperiode deutlich erkennbar sind, zeigen jedoch den Weg, auf dem schließlich der Austritt erfolgt (Abb. 1).

Auch das umgebende Bindegewebe erfährt in dieser Zeit der lebhaften Teilungen eine Veränderung, es wird durch die Vergrößerung der Ampullen beträchtlich gedehnt. Dabei erweitern sich seine Lymphspalten und Blutgefäße sehr stark und sind deshalb deutlich darstellbar. Die ganze Oberfläche des Hodens ist nun von einem dichten, prall gefüllten Kapillarnetz überzogen, das sich in die Bindegewebssepten hinein fortsetzt. Die Zellen des Bindegewebes, welche den Ampullen unmittelbar anliegen, behalten während der ganzen Vermehrungsperiode ihr oben geschildertes Aussehen bei. Dagegen verändern sich die Follikelzellen in Hinsicht auf ihre Größe und ihren Bau ganz wesentlich. Ursprünglich zeigen sie zwar noch spindelförmige Gestalt und länglichen, über die Konvexität der Cyste gekrümmten Kern mit deutlich darstellbarem Liningerüst, an dessen Kreuzungstellen sich das Chromatin in groben Klumpen angehäuft hat. Der Protoplasmaleib ist oft ganz oder teilweise gefüllt mit kleinen, durch Osmiumsäure geschwärzten Granulis.

Wenn die eigentliche Vermehrungsperiode der Samenzellen beendet ist, dann hat auch der Hoden seine endgültige Größe erlangt, entsprechend der hauptsächlich in radiärer Richtung erfolgenden Vergrößerung der Samenampullen hat er zwar wenig an Länge, wohl aber sehr erheblich an Dicke zugenommen, sein Durchmesser beträgt jetzt 5—6 mm, an einzelnen Stellen noch mehr. An der der hinteren Bauchwand zugekehrten Seite stülpt sich das Bindegewebe hilusartig in den Hoden ein, hier befindet sich auch die Eintrittsstelle der Arterie und die Austrittsstelle der Samenkanälchen, es entsteht dadurch eine längsverlaufende, deutlich erkennbare Kerbe, die dem ganzen Gebilde ein dattelnähnliches Aussehen verleiht. Der Inhalt der Ampullen besteht nunmehr aus Spermatozyten, welche die Veränderungen der Spermatocytogenese und Spermatohistogenese zu durchlaufen haben. Das Bindegewebe der Septen hat sich nicht mehr verändert, es zeigt nur eine ganz ungeheure Menge von weiten Blutgefäßen, die strotzend gefüllt die Ampullen von allen Seiten umspülen und offenbar das zum Wachstum und zur Ernährung der Spermatozyten notwendige Material liefern. Innerhalb der Ampullen finden sich niemals Blutgefäße, sondern nur weite Lymphspalten.

Jede Ampulle ist von einer einfachen, zusammenhängenden Schicht von Bindegewebszellen umgeben. Diese haben langgestreckten, platten Kern und spindeligen Protoplasmaleib, sie liegen

anfangs ziemlich dicht beieinander. Während der Erweiterung der Ampulle rücken sie dann mehr und mehr auseinander und werden dabei immer stärker platt gedrückt, bis schließlich unmittelbar vor der Ausstoßung der Spermatozoen das ganze Samensäckchen nur von einer äußerst dünnen Schicht platter Zellen umgeben ist, die man zum Unterschied von den Follikelzellen, Ampullenzellen nennen kann. Im Verlaufe der Spermatogenese wird der anfänglich recht geringe Unterschied im Bau zwischen diesen beiden immer deutlicher, am sinnfälligsten ist er gegen das Ende der Samenentwicklung (Abb. 2). Alsdann liegen die ursprünglich aus einer Cyste hervorgegangenen Spermatozoen zu einem Bündel vereinigt zwischen den Cystenzellen. Diese haben eine wesentliche Volumsvermehrung erfahren, die in erster Linie ihr Plasma, jedoch auch den Kern betrifft. Er erscheint jetzt bläschenförmig, rund oder oval, bald auch unregelmäßig höckerig, ja sogar gelappt oder gezackt, besitzt eine deutliche Membran und sehr deutliches Chromatingerüst vom gleichen Bau wie früher, der Kernsaft ist klar, Nucleolen sind nicht nachweisbar. Bei Dreifachfärbung nach Flemming erscheinen die Kernstrukturen violett. Weit erheblicher als die Veränderungen, welche sich am Kern geltend machen, sind diejenigen, die am Plasmaleib der Cystenzellen in Erscheinung treten. An ihnen fällt zunächst auf, daß keinerlei Grenzen zwischen den innerhalb einer Ampulle liegenden Cystenzellen mehr erkennbar sind, diese stellen vielmehr für jedes Samensäckchen ein einziges großes Syncytium dar, das die Gruppen von Spermatocyten oder Spermatozoen allseitig umgibt. Das Protoplasma zeigt sehr deutlich darstellbare netzige Struktur, die Maschen des Netzes sind sehr weit, seine Fäden bald dicker bald dünner, oft auf weite Strecken und über den Bezirk mehrerer Kerne zu verfolgen. Sie erscheinen bei Dreifachfärbung leuchtend gelb (Abb. 2). Die oben beschriebenen Einlagerungen osmierter Granula füllen jetzt nie mehr so wie früher den ganzen Leib der Cystenzellen aus, sondern finden sich nur noch an wenigen Stellen zu größeren oder kleineren Gruppen vereint, meistens ziemlich unmittelbar an der Oberfläche der Ampullen gelegen.

Offenbar erfolgt die Ernährung der Spermien durch Vermittlung der Cystenzellen, wie auch häufig aus der typischen Lagerung der Spermatozoenbündel zu einzelnen von ihnen hervorgeht, die mit den Köpfen gegen die Cystenzellenkerne zu gelegen sind, eine Erscheinung auf die schon N u ß b a u m aufmerksam gemacht hat.

Dieser Tatsache sind wohl auch die großen Veränderungen zuzuschreiben, welche die Cystenzellen durchlaufen. Die Nahrungsstoffe selbst stammen aus den weiten, großen Blutgefäßen, welche die Ampullen allenthalben umspülen. Ob die erwähnten Granula aber Nahrungstoffe oder Abscheidungsprodukte sind, läßt sich nicht entscheiden, wahrscheinlich ist allerdings das letztere, wie auch aus den folgenden Beschreibungen hervorgeht.

Nach Ausstoßung der Spermatozoen bieten die Ampullen nämlich ein völlig verändertes Bild. Die Entleerung der Spermien erfolgt wohl durch aktive Bewegung, durch sie werden zunächst die Fäden der Cystenzellen zerrissen und so der Weg zu den Ausführungsgängen frei gemacht. Wahrscheinlich werden alle in einer Ampulle enthaltenen Samenpakete auf einmal oder doch kurz nacheinander abgegeben, die dadurch hervorgerufene Volumsverminderung ist also eine recht beträchtliche. Dementsprechend zeigt die Ampulle jetzt auf dem Schnitt auch ein völlig verändertes Aussehen (Abb. 3). Das umgebende Bindegewebe ist sehr locker und reich an weiten Lymphspalten, die Ampullenzellen dicker und kürzer, nicht mehr so platt gedrückt wie früher. Die Blutgefäße sind größtenteils wieder eng und enthalten dementsprechend nurmehr weniger Blut. Die Ampullen selbst sind geschrumpft, sie umgeben das ganze Säckchen als lockeres Netz, ihre einzelnen Elemente zeigen zunächst noch denselben Bau wie früher, kleinen, platten Kern und kleinen Protoplasmaleib. In ihm treten jetzt vereinzelte Granula auf, die während der starken Erweiterung der Samensäckchen und der dadurch bedingten Abplattung seiner Umhüllung nicht nachweisbar waren (Abb. 5). In der Folgezeit schrumpfen die Ampullenzellen dann rasch zusammen und verändern dabei ihre Gestalt, bis sie wieder die gewöhnliche Form der Bindegewebszellen besitzen, d. h. sich ganz dem ihrer Ausbreitung zur Verfügung stehenden Raum anpassen.

Der Kern der Cystenzellen behält zwar zunächst den gleichen Bau wie früher bei und zeigt keinerlei Abänderung in bezug auf seine Gestalt, dagegen bietet der Protoplasmaleib ein völlig anderes Aussehen. Die Maschen des Netzwerkes sind zerrissen und liegen als kurze, unregelmäßige Fäden oder körnige Gebilde im Protoplasma zerstreut. Später erfahren diese Reste des Netzwerkes einen vollkommenen körnigen Zerfall und dann erscheint der Zelleib von feinen, zum Teil ziemlich großen Granulis ausgefüllt, welche

sich bei Dreifachfärbung nach Flemming, ebenso wie früher das Netzwerk selbst leuchtend gelb darstellen. Sehr deutlich treten jetzt wieder die Grenzen der einzelnen Zellen hervor, sie erscheinen fast plötzlich unmittelbar nach der Ausstoßung der Spermatozoen. Bei Fixationen mit Sublimateisessig (Abb. 3 und 4) ist der Zelleib mehr oder weniger vollgepfropft mit einer körnigen, krümeligen Masse, deren einzelne Brocken recht erhebliche Größe besitzen, ja selbst die der Kerne übertreffen können. Dazwischen finden sich vereinzelte Vakuolen und Hohlräume, deren Zahl um so mehr zunimmt, je stärker sich die Zelle in der Folgezeit verkleinert. Meist liegen auch jetzt noch ganz vereinzelte Spermatozoen in den Leibern der Cystenzellen (Abb. 3), sie sind mehr oder weniger knäueelförmig zusammengerollt und werden in der Folgezeit langsam resorbiert. Zuerst verschwindet der Schwanz, dann verliert der Kopf seine Färbbarkeit, er rollt sich mehr und mehr zusammen und bildet schließlich nurmehr einen kleinen, blassen Fadenknäuel, um endlich ganz aufgelöst zu werden.

Bei Osmiumsäurefixierung bieten die Ampullen bis zur Ausstoßung der Spermatozoen das nämliche Bild wie bei anderen Konservierungsmethoden, Granula finden sich nur, wie schon erwähnt, ganz vereinzelt, meist in kleinen Gruppen in der Nähe der Cystenkerne oder im Bindegewebe der Septen. Nach erfolgter Abgabe der Samenpakete ändert sich jedoch auch dies Bild in kurzer Zeit. Das Bindegewebe selbst wechselt zwar sein Aussehen nicht wesentlich, in ihm finden sich auch jetzt nur ganz vereinzelte osmierte Granula (Fetttröpfchen?) eingelagert, dagegen erscheint der Inhalt der sich rückbildenden Cysten geradezu von osmierten Körnern überfüllt. Die ganzen Protoplasmaleiber der Cystenzellen sind vollgepfropft mit größeren und kleineren derartigen Granulis, sie können sehr beträchtliche Ausdehnung erlangen und einen Durchmesser von 40—60 μ besitzen, doch schwankt ihre Größe sehr beträchtlich, es finden sich auch ganz kleine Tröpfchen, die gerade an der Grenze der Darstellbarkeit liegen. Offenbar kommt bei anderen Fixierungsmethoden nur ein Teil von ihnen zur Darstellung und läßt deshalb die gelben Granula und die Vakuolenbildung erscheinen. Mit zunehmender Rückbildung nimmt ihre Masse progressiv und im indirekten Verhältnis zum Volumen der Ampulle zu, die einzelnen Tröpfchen fließen zusammen und oft besteht dann der ganze Inhalt einer Cyste fast ausschließlich

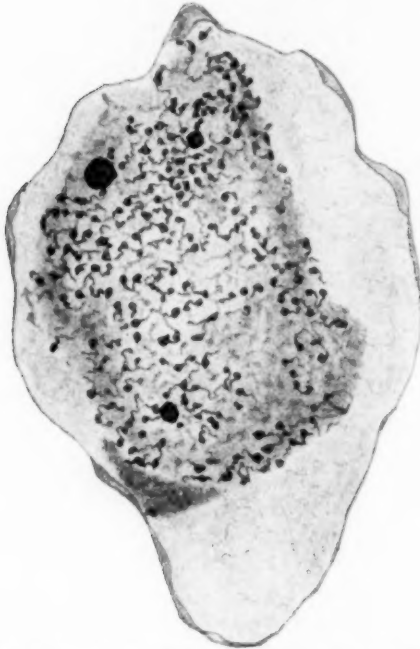
aus osmierten Körnern, zwischen denen nurmehr ganz vereinzelte Kerne zu erkennen sind. Aus dem Verhalten der Osmiumsäure gegenüber dürfen wir wohl schließen, daß die betreffenden Körner Fett oder fettähnliche Substanzen sind. Die Rückbildung der Ampullen verläuft also unter dem Bilde der fettigen Degeneration, sie schreitet von der Oberfläche des Hodens nach der Tiefe zu fort. Auf dem Grunde, d. h. in demjenigen Teil der Säckchen, der am zentralsten gelegen ist, finden sich aber stets einige Restspermatogonien, die das nämliche Bild zeigen, wie in den Ruhezoden, unter ihnen liegen auch immer vereinzelte Kernteilungsfiguren.

Der regressive Prozeß in den peripheren Teilen der Ampullen schreitet mehr und mehr fort, er betrifft bald, wie sich auf Schnitten, auf denen die Fettmassen nicht zur Darstellung gebracht sind, deutlich erkennen läßt (Abb. 3, 4), nicht nur die Protoplasmaleiber der Cystenzellen, sondern bei einzelnen von ihnen auch den Kern. Dieser verliert nach und nach seine Färbbarkeit, sein Gerüst wird undeutlich und besitzt bald keinerlei Affinität mehr zu spezifischen Kernfarben. Bei Dreifachfärbung nach Flemming erscheinen solche Kerne jetzt ebenso wie die Granula leuchtend gelb (Abb. 3), sie setzen sich noch deutlich von der Umgebung ab, denn ihre äußere Form ist mehr oder weniger vollkommen erhalten geblieben, nur zeigen sie wachsähnliches Aussehen. Häufig finden sich auch jetzt noch zugrundegehende Spermatozoen. Nach und nach verschwinden auch noch diese Kernleichen, alle Cystenzellen zerfallen, das Fett wird resorbiert und schließlich zeigt die ganze Ampulle wieder in Form, Größe und Aussehen das nämliche Bild wie vor Beginn der Geschlechtsperiode. Der Hoden hat nun wieder seinen Ruhezustand erlangt und besitzt in allen seinen Teilen das früher beschriebene, für diesen Zustand bezeichnende Aussehen.

Gleich nach der Ausstoßung der Spermatozoen und noch während der ganzen Rückbildungszeit bis zum Ruhezustand erinnert die Ampulle sowohl makroskopisch, wo sie leuchtend gelb erscheint, als auch im mikroskopischen Bild lebhaft an ein Corpus luteum, eine Tatsache auf die gleichfalls schon Nußbaum (1906) aufmerksam gemacht hat. Diese morphologische Ähnlichkeit berechtigt jedoch nicht dazu bei so verschiedenen Gebilden ohne weiteres Rückschlüsse auf eine gleiche oder ähnliche Funktion zu ziehen. Solche wären nur erlaubt, wenn die beiden in Frage stehenden Gebilde durch mechanische Inanspruchnahme entstehen würden. Denn

nur in diesem Falle ist ein Rückschluß aus dem Bau auf die Funktion eines Organes erlaubt.

Die Befunde welche ich an zwei der gefangenen Tiere erheben konnte, leider ist das Material ja gerade für diese Untersuchungen sehr klein, lassen jedoch erkennen, daß der Hoden sich nicht immer bis auf den Ruhezustand zurückbilden muß, daß vielmehr in vereinzelt Fällen eine erneute Vermehrungsperiode beginnen kann, noch bevor die Rückbildung der Ampullen ganz vollendet ist. Man



findet dann Samensäcken, in deren Grund eine starke Vermehrung der Spermatogonien statt hat, in deren Peripherie sich aber noch Rückbildungsvorgänge abspielen. Manchmal liegen auch zwischen den mit Granulis vollgepfropften Cystenzellen vereinzelte Spermatogonien, die sich teilen aber unter den ungewöhnlichen Lagerungs- und Ernährungsverhältnissen nicht zur normalen Entwicklung kommen. Es tritt dann eine Verschmelzung der Kerne bei mehreren von ihnen ein, die zur Entstehung wahrer Zellriesen von 60 bis 80 ja sogar 100 μ Durchmesser führen kann. (Text-

Textabb. 1. Vergr. Zeiß Horr. Im. 2 mm
Comp. Oc. 8.

abbildung 1.) Derartige Bildungen erinnern oft entfernt an junge Oocyten, sie haben jedoch mit diesen Gebilden nicht das Geringste gemein, wie ihre Entstehung durch Verschmelzung mehrerer Spermatocytenkerne beweist. Ihre Lebensdauer ist auch keine lange, bald verfallen sie dem Untergange und werden mit dem übrigen Inhalt der Ampulle zurückgebildet.

Dies sind kurz beschrieben die Vorgänge, welche sich im Hoden des Olmes während, vor und nach der Fortpflanzungszeit abspielen,

soweit sie sich an meinem Material beobachten lassen. Der Olmhoden besitzt also gleich dem anderer Urodelen keine Kanälchen, sondern Ampullen oder besser gesagt Samensäckchen, in denen die einzelnen Cysten gelegen sind. Was die angewendete Nomenklatur betrifft, so habe ich mich vollkommen an Nußbaum (1906) angeschlossen, da die von ihm geprägten Ausdrücke die Verhältnisse am klarsten treffen. Besonders die Bezeichnung Restspermatogonien für die wenigen am Grunde einer Ampulle stets noch auffindbaren Samenzellen verdient weitere Anwendung, als dies bisher geschehen ist. An Stelle der Bezeichnung Ampulle habe ich meistens den Ausdruck Samensäckchen angewendet.

Was die Follikelzellen betrifft, so werde ich auf sie in dieser Arbeit nicht mehr zurückkommen. Ueber ihre Herkunft kann ich keine sicheren Angaben machen, mir erscheint jedoch ihre Entstehung aus dem ursprünglichen Keimepithel wahrscheinlicher als die Annahme, daß sie umgewandelte Bindegewebszellen darstellen. Sie umgeben die Cysten und schließen sie vollständig gegeneinander ab, genau so wie anfangs die einzelnen Spermatogonien. Wenn Levy angibt (1915), daß bei der Vergrößerung der Spermatocysten die Cystenzellen so weit auseinander gedrängt werden, daß ihr gegenseitiger Zusammenhang verloren geht, so kann ich dies für *Proteus* nicht bestätigen. Mit den Zwischenzellen im Hoden höherer Tiere lassen sie sich nicht vergleichen, eher noch mit den sertolischen Zellen. Am meisten erinnern sie, sowohl in bezug auf ihren Bau, als besonders in Hinsicht auf ihr Verhalten nach der Ausstoßung der Spermatozoen an die Follikelzellen in den Ovarien höherer Tiere. Wie diese bilden sie nach der Entfernung der eigentlichen Keimdrüsenprodukte einen sehr fettreichen Körper, der makroskopisch gelblich erscheint und sich rasch zurückbildet. Allerdings findet bei den Follikelzellen im Hoden nach Ausstoßung der Spermatozoenbündel keine Vermehrung statt, wie bei den Follikelzellen in den Ovarien, im Gegenteil von diesem Augenblick an beginnt ihre Degeneration, die zur völligen Rückbildung der Ampulle führt. Ueber die Vermehrung der Follikelzellen konnte ich an meinen Präparaten auch keinen sicheren Aufschluß erhalten.

Die Spermatocytenogenese.

Die großen Spermatogonien.

Bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere befand sich der Hoden im Ruhezustand, wie schon sein makroskopisches Aussehen deutlich erkennen ließ. Die vorgefundenen mikroskopischen Bilder waren dabei fast ganz gleich, ob nun die Hoden von ganz kleinen 13 cm langen oder völlig ausgewachsenen 20—26 cm langen Tieren untersucht wurden. Offenbar haben Olme von 13 cm Gesamtlänge, mit die kleinsten die in meinen Besitz gelangten, ihre embryonale Entwicklung schon zum größten Teil hinter sich. Bei einem Tier, das zeitlebens einen larvenähnlichen Zustand bewahrt, ist es ja überhaupt schwer zu sagen, wann die eigentliche Entwicklungsperiode abgeschlossen ist und die Wachstumsperiode beginnt. Bei allen von mir untersuchten männlichen Olmen waren nach dem Zustand der Keimdrüsen zu schließen, die Entwicklungsvorgänge jedenfalls schon beendet.

Der Ruheshoden besteht aus lockerem bindegewebigen Stroma, dessen Bau schon geschildert wurde, in ihm liegen die Ampullen und in diesen die Spermatocysten, gebildet von je einer einzigen Spermatogonie nebst mehreren Follikelzellen. In den tieferen Teilen des Hodens finden sich, bei jüngeren Tieren häufiger als bei älteren, die kleinsten Formen der Spermatogonien ganz vereinzelt und unregelmäßig verteilt im Stroma liegend. Meist schmiegen sie sich in ihrer Form der umgebenden Bindegewebslücke an und erscheinen deshalb spindelförmig, der Protoplasmaleib ist lang und sehr schmal, kaum 1—2 μ breit, er zeigt feinste netzige Struktur, keinerlei Einlagerungen, die Sphäre und der Zentralkörper sind meist nicht auffindbar. Der Kern dieser kleinsten Spermatogonien besitzt eine Größe von etwa 10—15 μ und übertrifft hierin die Kerne des Bindegewebes nicht sehr wesentlich. Der Kernsaft ist klar, unstrukturiert und durchsetzt von einem sehr deutlichen Netzwerk, bestehend aus feinen Lininfäden¹⁾. An ihren Ueberkreuzungsstellen ist das Chromatin in groben, unregelmäßig geformten Klumpen und Brocken ange-

¹⁾ Im Folgenden sind stets alle Substanzen im Kerninnern, welche sich mit sauren Farbstoffen tingieren als Linin bezeichnet. Genauer eingehen werde ich auf diesen Punkt erst bei der Beschreibung der Eientwicklung.

sammelt. Die Kernmembran ist deutlich, Nucleolen finden sich bei diesen kleinsten Formen (Abb. 7) niemals. Der Chromatinreichtum der Kerne erscheint sehr verschieden, je nach der angewendeten Fixierung und Färbung, er ist offenbar jedoch auch individuellen Schwankungen unterworfen.

Bei andern, gleichfalls einzeln im Bindegewebe liegenden Spermatogonien ist der Bau etwas von dem eben geschilderten verschieden (Abb. 8). Der Kern erscheint hier rund, bläschenförmig und zeigt im Inneren ähnliche Struktur wie bei den zuletzt geschilderten Formen. Meistens ist der Chromatinreichtum jedoch ein sehr beträchtlicher, so daß die einzelnen an den Kreuzungsstellen liegenden Brocken große, oft langgestreckte Klumpen bilden. Das Liningerüst ist deutlich erkennbar, ebenso die Kernmembran, Nucleolen finden sich auch hier niemals. Der Kerndurchmesser beträgt etwa 12 μ . Wesentlich größer ist im Verhältnis der Protoplasmaleib, er zeigt gleichfalls feine netzige Struktur, die Zone ist in ihm meist deutlich erkennbar, sie liegt als halbmondförmiges, fein gekörntes und scharf vom übrigen Plasma abgesetztes Gebilde dem Kerne an, in ihrer Mitte befindet sich das Centriol. Eine Zonenmembran oder Kapsel ist nicht darstellbar.

Die beiden eben geschilderten Zellarten lassen sich bei genügend langem Suchen in fast allen Hoden nachweisen, jedoch nur äußerst selten und niemals in größerer Menge beieinanderliegend. Sie unterscheiden sich deutlich von den Elementen des Bindegewebes. Da sich von ihnen alle Uebergänge bis zu der gewöhnlichen Form der Spermatogonien, die ja wesentlich größer sind, auffinden lassen, halte ich diese Zellen für die kleinsten Formen der Spermatogonien, eine Annahme zu der die Uebereinstimmung im Bau wohl berechtigt. Möglich wäre es allerdings auch, daß wir in ihnen die Zwischenzellen des Olmhodens zu erblicken haben, sonst lassen sich keinerlei Gebilde nachweisen, welche mit diesen verglichen werden können. Besonders die zweite, in Abbildung 8 wiedergegebene Form ließe vielleicht eine solche Annahme zu. Sicher entscheiden läßt sich jedoch diese Frage nicht. Falls aber die Zwischenzellen der Keimdrüsen höherer Tiere wirklich die hervorragende Bedeutung besitzen, die ihnen jetzt häufig als endokriner Drüse zugeschrieben wird, dann müßten wir auch bei Urodelen und niedrigen Tieren, bei denen die Geschlechtsunterschiede doch meist sehr deutlich ausgeprägt sind, bestimmt mit der Anwesenheit einer solchen Drüse rechnen und es

erschiene dann wohl möglich, daß die eben beschriebenen Gebilde Zwischenzellen darstellen. Für wahrscheinlich halte ich jedoch eine solche Annahme nicht.

Nur ganz selten liegen die kleinsten Spermatogonien in Gruppen beieinander und bieten dann Bilder wie sie Abbildung 9 wiedergibt. In diesem Falle zeigen die Kerne sehr mannigfaltige Formen, bald erscheinen sie rund, bald längsoval, bald dreieckig oder spindelförmig. Stets ist der Kernsaft klar, die Kernmembran gut darstellbar, das Kerngerüst besteht aus groben Lininfäden, ebenso erscheinen die Chromatinklumpen groß und grob, mit rauher höckeriger Oberfläche. Das Protoplasma zeigt netzigen Bau, eine Sphäre ist nicht darstellbar. Allerdings habe ich wie auch bei den ganzen folgenden Untersuchungen diese Frage nur nebensächlich behandelt und stets das Hauptaugenmerk auf das Verhalten der Kernstrukturen gerichtet. Das Verhalten der Sphäre ist ja in der denkbar gründlichsten Weise von Meves (1897) bei der Spermatogenese von *Salamandra maculosa* beschrieben worden und ich werde es im folgenden nur erwähnen soweit es besondere Bedeutung für die Veränderungen der Kernbilder besitzt. Bei der Auswahl der Zellen, die den Abbildungen dieser Arbeit zugrundeliegen war auch niemals der Umstand maßgebend, ob die Sphäre auf dem betreffenden Schnitt zu erkennen war, sondern lediglich der Zustand der Kerne.

Was bei den gruppenweise beieinanderliegenden kleinen Spermatogonien besonders auffällt, ist die Undeutlichkeit aller Zellgrenzen. Die Protoplasmaleiber gehen ohne gut erkennbare Absetzung ineinander über, die ganze Gruppe scheint also in diesem Zustand ein Syncytium zu bilden. Gegen das Bindegewebe zu ist die Abgrenzung deutlicher, hier erscheint die netzige Struktur des Protoplasma dichter als in den anderen Teilen des Zelleibs. Follikelzellen sind jetzt noch nicht vorhanden. Diese entstehen vielmehr erst später, entweder aus den Zellen des umgebenden Bindegewebes oder aber es entwickelt sich nur ein Teil dieser kleinsten Zellen zu wirklichen Spermatogonien, während sich ein anderer Teil zu Follikelzellen umgestaltet. Diese letztere Annahme hat sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich, entscheiden läßt sie sich jedoch an meinem Material nicht, da ich keinerlei beweisende Bilder auffinden konnte. In diesem Zustand lassen die Spermatogonien sich gleich gut durch jede Art der Fixierung darstellen, auch bei Verwendung von Osmiumsäure erscheint das Kerngerüst scharf und deutlich. Dieser Umstand

kann entweder in der Derbheit und Mächtigkeit der Chromatinbrocken und Lininfäden begründet sein oder auch darin, daß sich die betreffenden Zellen ausschließlich in den tieferen Lagen des Hodens vorfinden, also in den Schichten, die von der schädigenden Wirkung der Osmiumsäure mehr oder weniger verschont bleiben.

Die Spermatogonien wachsen dann zu ihrer endgültigen Größe heran, sie zeigen während dieser Zeit den nämlichen eben geschilderten Bau (Abb. 10, 12, 13). Das Netzwerk im Kern erscheint, je nach der angewendeten Fixierung und Färbung bald feiner, bald gröber, auch zeigen die Chromatinklumpen verschiedene Größe. Im allgemeinen kann man aber sagen — dies ist auch deutlich bei einem Vergleich der Abbildung 10, 12, 13 zu erkennen — daß mit zunehmender Kerngröße sich auch die Chromatinklumpen, wenn zwar nur wenig vergrößern, an Zahl jedoch nicht vermehren, während die Lininstränge nicht an Dicke zunehmen, also in größeren Zellen relativ dünner erscheinen.

Nucleolen finden sich in den Spermatogonien nur ausnahmsweise. Sie können zwar durch die Heidenhainsche Hämatoxylinmethode vorgetäuscht werden, indem hier öfter ein kreisrunder Farblecks mit glatter Oberfläche erkennbar ist (Abb. 12). Da diese Erscheinung jedoch ausschließlich bei dieser Färbung zu beobachten ist, so müssen wir in ihr wohl eines der vielen Artefakte, welches die Heidenhainsche Methode liefert erblicken. Wir werden derartigen Kunsterzeugnissen im Verlaufe der Spermatogenese noch öfters begegnen. Sie beruhen stets darauf, daß mehrere kleine dicht beieinanderliegende feine Gebilde durch reichliche Anlagerung von Hämatoxylinniederschlägen zu einem einzigen großen, unstrukturierten, meist glattrandigen Klecks vereinigt werden. Mittels der Flemming-Färbung oder der Dreifachfärbung nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain lassen sich derartige Fehler leicht vermeiden, und durch sie sind Nucleolen in den Spermatogonien nur ganz ausnahmsweise nachweisbar.

In diesem Falle (Abb. 11) sind sie meist in größerer Anzahl vorhanden, als kreisrunde scharf von der Umgebung abgesetzte Gebilde, mit ganz glatter Oberfläche. Sie sind von einem hellen, schmalen Hof umgeben, der keinerlei Struktur zeigt. Das Kerngerüst unterscheidet sich in solchen Zellen meist auch von der gewöhnlich auffindbaren Form, es besteht nämlich aus dicken Balkenzügen, die sich häufig untereinander überkreuzen, zahlreiche

spindelige Verdickungen zeigen aber keine stärkere Chromatinansammlungen an den Kreuzungspunkten erkennen lassen. Offenbar haben wir in diesen Zellen irgendwelche außergewöhnlichen Formen zu erblicken, vielleicht handelt es sich um Rückbildungsvorgänge, vielleicht auch um die sehr frühzeitige Ausbildung eines Monospirems, die mit Auftreten von Nucleolen einherginge. Bei der großen Seltenheit dieser Zellbilder konnte ich mir kein abschließendes Urteil über sie bilden.

Während des normalen Wachstums der Spermatogonien vergrößert sich gleichzeitig und gleichmäßig mit dem Kern der Protoplasmaleib, auch er verändert jedoch seinen Bau nicht. Nur bilden sich die Zellgrenzen deutlich aus, was wohl auch darin seine Begründung haben kann, daß sich nunmehr stets die umschließenden Follikelzellen nachweisen lassen. Jede Spermatogonie ist dann von zwei bis vier, seltener mehr, Cystenzellen umgeben. Nach Beendigung des Wachstums besitzt der Kern der Spermatogonien, der nunmehr stets kugelförmig mit deutlich darstellbarer Membran erscheint (Abb. 13) einen Durchmesser von 20—22 μ , der Zelleib einen solchen von etwa 30 μ . In Ausnahmefällen kann der Plasmaleib einen größeren Durchmesser, bis zu 40 μ aufweisen, es handelt sich dann wohl meist um Zellen die unmittelbar vor der Teilung stehen.

Spermatogonien von der eben beschriebenen Form und Größe finden sich in allen Ruhehoden in größerer Menge, ebenso auch als Restspermatogonien in den tiefsten Teilen der Samensäcken während der Fortpflanzungsperiode. Sie zeigen den geschilderten Bau jedoch nur bei geeigneter Fixierung mit Flüssigkeiten, die keinerlei Osmiumsäure enthalten. Bei Flemmingfixierung bieten die Spermatogonien ein ganz anderes Bild. In den obersten Schichten des Hodens zeigt dann der Kern ganz gleichmäßig homogenes Aussehen, er färbt sich bei der Heidenhainschen Hämatoxylinmethode gleichmäßig hellgrau, nur ganz vereinzelte Chromatinbrocken nehmen die Farbe an und liegen als grobe, bald unregelmäßig längliche, bald runde Gebilde mit scharfer, glatter Oberfläche im homogenen Kernsaft. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung erscheint der Kern solcher Zellen ganz gleichmäßig hellgrün, die in ihm liegenden Klumpen leuchtend rot, bei Dreifachfärbung aber braungelblich, die Klumpen violett. Wenn sich das Monospirem zu bilden beginnt so erkennt man auch bei Kernen, die mit Osmiumsäure fixiert sind meist die

Struktur besser, sie erscheint von einem feinen, undeutlichen Gerinnsel gebildet und an zahlreichen Stellen, je nach der Ausbildung des betreffenden Stadiums, findet sich das Chromatin in längsgestreckten Klumpen angeordnet. Häufig finden sich auch hier einige größere nucleolenartige Gebilde, die jedoch durch das färberische Verhalten zweifellos ihre Chromatinnatur beweisen (Abb. 14, 15).

An einwandfrei fixierten Kernen läßt sich erkennen, daß die Ausbildung des Monospirems in der gewöhnlichen Art und Weise erfolgt. Das bis dahin in Klumpen an den Kreuzungsstellen angehäufte Chromatin verteilt sich auf die Fäden des Gerüsts und erfährt dann eine Vermehrung. Die Verteilung erfolgt im ganzen Kern gleichmäßig, Nucleolen sind jetzt nie mehr vorhanden, ihr Verschwinden konnte nicht beobachtet werden, offenbar werden sie während des Wachstums der Spermatogonie resorbiert oder sonst auf irgendeine Art und Weise entfernt. Die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden erfolgt zunächst in der Art, daß die an den Kreuzungsstellen liegenden Brocken zerfließen und sich zu länglichen, wurstförmigen Gebilden umgestalten. Ihre Ausdehnung erfolgt also stets nur in einer Richtung, nicht auf die drei oder mehr Fadenstücke, die sich an einem Punkt vereinen. Der Kern bietet dann das Bild wie es Abbildung 16 wiedergibt, ein sehr deutliches, feines Gerüst, dessen Fäden als Folge des angelagerten Chromatins stellenweise sehr stark verdickt erscheinen. Erst wenn dieser Vorgang beendet ist, tritt eine Vermehrung des Chromatins ein, wahrscheinlich durch Aufnahme von Substanzen aus dem Kernsaft und als Folge davon verbinden sich die einzelnen Chromatinstücke dem Verlaufe der Lininfäden folgend, bis es zur Ausbildung eines einzigen, vielfach geschlungenen und gewundenen Fadens kommt, der den Kern mit seinen Windungen in allen Richtungen gleichmäßig, aber völlig regellos durchsetzt. Am schönsten kommt dieses Verhalten jetzt bei Flemmingfixierung zum Ausdruck (Abb. 18).

Häufig kann man beobachten, daß die Zone jetzt als halbmondförmiges Gebilde von körnigem Bau, ohne sehr scharfe Abgrenzung gegen das übrige Protoplasma dem Kerne anliegt. Im allgemeinen hat zu dieser Zeit schon eine Zweiteilung des Centriols stattgefunden, die beiden Tochtercentriolen liegen nahe beieinander, die Strahlenfigur beginnt sich auszubilden und zwar hauptsächlich die Rand-

strahlen, während die Spindel noch nicht deutlich zu erkennen ist (Abb. 21). In Zellen, bei denen die Sphäre auf dem Schnitt getroffen ist, läßt sich jetzt auch häufig erkennen, daß die Anordnung des Spirems doch keine so völlig richtungslose ist, wie es bei jeder anderen Schnittrichtung den Anschein hat, sondern der Faden windet sich im großen und ganzen einer bestimmten Richtung folgend durch den Kern, indem nämlich die meisten seiner Turen gegen die Sphäre zu verlaufen. Die einzelnen Teile des Spirems sind untereinander durch feine Linienbrücken verbunden, die Ueberreste des ursprünglichen Kerngerüsts, offenbar alle diejenigen seiner Teile, auf die sich kein Chromatin angesammelt hat. Ein Längsspalt ist zu dieser Zeit niemals nachweisbar.

Im allgemeinen erscheint der Faden glatt und in allen seinen Abschnitten gleichmäßig dick. Manchmal aber, besonders bei Kernen, welche nach der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode behandelt und sehr lange differenziert wurden, erscheint das ganze Spirem aus einer großen Anzahl von quergestellten Stäbchen oder Scheiben zu bestehen, die sich geldrollenartig aneinanderlegen. Auch hier ist die Entscheidung schwer, ob es sich um natürliche Vorgänge oder beginnende Rückbildungserscheinungen oder aber um Fixierungsprodukte handelt. Wie groß die Unterschiede bei ungefähr gleichgroßen, verschieden fixierten Zellen desselben Individuums sein können mögen die Abbildungen 19, 20 und 21 zeigen. Der Kern welcher Abbildung 19 zugrundeliegt, ist mit Flemmingschem Gemisch fixiert, der Kern von Abbildung 20 mit Carnoyschem Gemisch und der von Abbildung 21 mit Sublimatessig, alle drei sind gleich dick geschnitten ($10\ \mu$) und in der nämlichen Weise mit der Hämatoxylinmethode nach Heidenhain gefärbt. Der Unterschied ist hervorstechend, insbesondere fällt die äußerst geringe Dicke des Fadens bei Abbildung 19 auf. Da dieser jedoch nicht nur dünner, sondern auch wesentlich länger erscheint, als in den beiden anderen Fällen, so liegt doch der Gedanken nahe, daß das Spirem gleich nach seinem Entstehen länger ist und erst später eine Verkürzung und Verdickung erfährt mit der dann die Orientierung und geordnete Lagerung in der Verlaufsrichtung Hand in Hand geht.

Die Kernmembran ist während der ganzen Ausbildung des Monospirems noch deutlich erhalten, wird aber in der Folgezeit immer dünner und dünner. Noch bevor sie jedoch vollkommen

verschwindet, zerfällt der Faden in seine einzelnen Segmente. Ihre Zahl läßt sich mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens nicht allzuschwer ermitteln, sie beträgt 18 (Abb. 22, 23). In ganz seltenen Fällen zählte ich nur 17, ausnahmsweise 19 Chromosomen, als Normalzahl muß ich aber 18 annehmen, da sie am weitaus häufigsten, sicher unter 10 Fällen 9 mal aufgefunden wurde. Die einzelnen Chromosomen sind untereinander von gleicher Dicke, wie ja auch der Faden einer Zelle in allen seinen Abschnitten gleich dick war, in bezug auf ihre Länge und Form sind sie jedoch sehr verschieden, bald stellen sie nur ganz kurze Stäbchen, bald lange, gekrümmte oder mehrfach gebogene Fäden dar. Die nämlichen Formen von Chromosomen lassen sich in allen Fällen nachweisen. Bis zum Zerfall der Kernmembran sind sie stets noch durch die oben erwähnten Linienbrücken miteinander verbunden. Die Zentralkörper sind inzwischen weiter auseinandergerückt, die Strahlung ist deutlicher geworden. Bei Flemming-Fixierung ist jetzt meist ein deutlicher Längsspalt an jedem einzelnen Chromosoma zu erkennen, der mittels keiner anderen Konservierungsmethode zur Darstellung gebracht werden kann.

Unmittelbar nach dem Zerfall des Spirems verschwindet die Kernmembran und mit ihr auch die Linienbrücken, welche die Chromosomen miteinander verbanden. Der Zerfall erfolgt regelmäßig zuerst an der Stelle, welche der Sphäre zunächst gelagert ist und breitet sich von da aus über den ganzen Kern aus. Die Chromatinschleifen liegen dann in der ganzen Zelle zerstreut und es gelingt jetzt leicht die einzelnen Gebilde zu isolieren und durch Rekonstruktion ihre Zahl festzustellen (Abb. 24). Dieser Zustand der Verteilung in der ganzen Zelle dauert jedoch nicht lange, offenbar heften sich nach Verschwinden der Kernmembran die Spindelfasern sehr rasch an die Chromosomen an und bewirken ihre Orientierung. Zuerst liegen dann die Centriolen noch ziemlich nahe beieinander in der einen Hälfte der Zelle, ihnen gegenüber in der anderen Hälfte der Zelle dicht zusammengedrängt die Chromosomen. Sehr schön sind in diesem Zustand meist die Strahlen darstellbar und zwar ebensowohl die Spindel- als auch die Randstrahlen. Von jedem Centriol geht eine deutliche sternförmige Strahlenfigur nach allen Seiten aus (Abb. 25). Das übrige Protoplasma, soweit es nicht unter dem Einfluß dieser Strahlen steht, zeigt feine netzige Struktur, die einzelnen Faden des Netzwerkes erscheinen aus allerfeinsten

Körnerreihen zusammengesetzt. Bei Flemmingfixierung lassen die Chromosomen auch in diesem Zustand einen sehr deutlichen Längsspalt erkennen.

Während nun die Zentralkörper nach den beiden Polen der Zelle auseinanderrücken, lagern sich die Chromosomen, dem Zug der Spindelfaser folgend, zwischen sie und ordnen sich zur Aequatorialplatte an. Sie erfahren während dieses Vorganges noch eine geringe Verkürzung und Verdickung, gleichzeitig wird der Längsspalt wesentlich breiter und ist jetzt mit jeder Fixierungs- und Färbungsmethode gut darstellbar (Abb. 26). Wie jedoch die große Seltenheit derartiger Kernbilder deutlich beweist, dauert dieser Zustand nur äußerst kurze Zeit, offenbar findet sofort nach der Einstellung in der Aequatorialplatte ein Auseinanderrücken der beiden Spalthälften statt (Abb. 27), die dann in geringem Abstand voneinander längere Zeit liegen bleiben, ohne sich auf die beiden Pole zu verteilen. Diese Beobachtung ist für die Feststellung der Zahlenverhältnisse von allergrößter Wichtigkeit. Zellen mit getrennten Chromosomenhälften in der eben geschilderten Anordnung finden sich fast in allen Hoden in größerer Anzahl. In diesem Zustand sind auch die Chromosomen am übersichtlichsten gelagert und es gelingt jetzt auf günstigen Schnitten meist leicht, sehr häufig auch ohne Zuhilfenahme des zeitraubenden Rekonstruktionsverfahrens die Zahl der Einzelelemente festzustellen; sie beträgt nun stets, d. h. wenn keinerlei zweifelhafte Stellen mehr vorhanden sind, 36, wie ja nicht anders zu erwarten stand (Abb. 28, 29, 30). Auch jetzt läßt sich deutlich erkennen, daß die Dicke aller Chromosomen einer Zelle meist ganz gleich ist, die Länge und Form ist dagegen sehr verschieden. Wieder finden sich ganz kurze stäbchenförmige, ja sogar punktartige Gebilde und längere, die meistens hufeisenförmig gekrümmt sind. Die beiden Schenkel dieser letzteren können verschieden lang oder gleich lang sein. Auch jetzt lassen sich in allen Zellen die nämlichen Formen nachweisen.

Meist liegen die Chromosomen in der Aequatorialplatte in der Mitte der Zelle und lassen um sich einen größeren freien Protoplasmaraum. Sie zeigen dabei stets die Anordnung, daß die gebogenen unter ihnen mit der Konvexität der Krümmung gegen die Kernmitte, mit den freien Enden aber gegen die Peripherie zu

sehen. Die größeren hufeisenförmigen Chromosomen liegen meist mehr am Rande der Figur, die kleineren zwischen ihnen und in der Mitte. Die Strahlenfigur nimmt auch nur den mittleren Teil der Zelle ein, die Centriolen liegen ziemlich weit von der Oberfläche entfernt, die Randstrahlen sind nunmehr nicht mehr stark ausgebildet. Der außerhalb der Spindel befindliche Teil des Protoplasma zeigt die oben beschriebene, netzige Struktur. Auf Schnitten senkrecht zur Äquatorialplatte zeigt die Spindel die Form einer Raute (Abb. 26, 27).

Die Chromosomen rücken nun nach den beiden Zellpolen auseinander und nähern sich dabei den Centriolen, sie behalten während dieses Vorganges im großen und ganzen die gleiche Lage wie in der Äquatorialplatte bei, die gekrümmten liegen mit der Konvexität gegen das Centriol zu, die stäbchenförmigen mit dem freien Ende, die ganz kurzen zeigen keinerlei bezeichnende Lagerung. Am deutlichsten kommt dieses Verhalten wieder in der Polansicht zur Anschauung (Abb. 34), wo sich deutlich die sternförmige Lagerung der Chromosomen mit den freien Enden gegen die Peripherie zu zeigt. Das Polfeld ist jetzt meist schön zu erkennen. Die Spindelfasern verbinden noch die Chromosomen der beiden Tochtersterne miteinander und verlaufen dabei fast vollkommen gerade und parallel zueinander (Abb. 33).

Während nun die ganze Zelle längsovale Form annimmt, erfahren die Spindelfasern noch eine wesentliche Verlängerung. Dadurch werden die beiden Tochtersterne auseinandergedrängt und gelangen so näher an die Oberfläche der Zelle als vordem. Die Zentralkörper gehen bei dieser Bewegung mit. Die Spindelfasern verlaufen nunmehr auch nicht mehr gerade, sondern in wellenförmigen Linien, später zeigen sie deutlich und deutlicher einen Zerfall in einzelne feinste Körnchen und ähneln dadurch in ihrem Bau den feinen Fäden, welche das außerhalb der Strahlenfigur gelegene Protoplasma netzig durchsetzen. Die ganze Zelle beginnt sich in der Mitte einzuschnüren. Gleichzeitig mit den zuletzt beschriebenen Vorgängen rücken die Chromosomen eines jeden Tochtersternes, die bis dahin übersichtlich und deutlich getrennt voneinander gelegen sind, zusammen und legen sich aneinander. Dieses Zusammenrücken ist so erheblich, daß jeder Tochterkern nurmehr einen dicken Chromatinklumpen darstellt, der kaum mehr eine Struktur erkennen läßt, nur die Enden der Chromosomen ragen

in radiärer Richtung vor (Abb. 35, 36). Bei geeigneter Schnitt-
richtung ist das Polfeld als muldenförmige Delle in diesem Chromo-
somenklumpen zu erkennen (Abb. 35).

Dieser Zustand dauert jedoch nicht lange, während sich die
Tochterzellen vollkommen voneinander abschnüren, rücken auch
die Chromosomen wieder auseinander (Abb. 37). Sie erscheinen
jetzt dünner, ihre Oberfläche ist nicht mehr glatt, sondern gezackt
und höckerig und zwischen den einzelnen Chromosomen spannen
sich feine Linienbrücken aus. Auf sie verteilt sich nach und nach
das Chromatin, bis die einzelnen Chromosomen nicht mehr deutlich
zu erkennen sind (Abb. 38). Die Kernmembran bildet sich, und
schließlich kommt es zur Ausbildung eines Kernes vom gleichen
Bau wie vor Beginn der Teilung, mit homogenem Kernsaft und
feinem Liningerüst, auf dem das Chromatin in groben Brocken
verteilt ist. Zur Ausbildung ringförmiger oder anderer außer-
gewöhnlicher Kernformen kommt es während oder unmittelbar nach
der Mitose niemals. Bei der Abschnürung der beiden Tochterzellen
voneinander bildet sich meist ein kleiner Zwischenkörper (Abb. 37),
er zeigt im Verhältnis zur Zellgröße sehr geringe Ausdehnung und
nur wenige Fasern, meist 6—10 laufen in ihm zusammen. Während
der Abschnürung geben die Tochterkerne auch ihre periphere Lage
auf und rücken in die Mitte der Tochterzelle, so daß sie in jeder
jungen Spermatogonie wieder fast ganz zentral gelagert erscheinen.

Zellteilungen von der eben beschriebenen Art finden sich, wie
schon erwähnt, in den Hoden aller untersuchten Olme ohne jede
Ausnahme. Sie betreffen stets nur einzelne, besonders große Sperma-
togonien; das Endergebnis dieser Mitosen sind stets wieder Sperma-
togonien. Diese Teilungen erfüllen offenbar den Zweck, den Hoden
stets auf seiner gleichen Größe zu erhalten, also den Bestand an
Spermatogonien während des ganzen Jahres zu ergänzen. Man
könnte sie deshalb wohl als Ergänzungsteilungen bezeichnen. In
allen Hoden findet nämlich dauernd ein Untergang von Spermato-
gonien statt, der mit dem Zerfall des Kernes beginnt und mit der
völligen fettigen Entartung der ganzen Zelle endet. In vielen Ruhe-
hoden betrifft diese Degeneration die große Mehrzahl aller vor-
handenen Spermatogonien, man findet in ihnen häufig Ampullen,
in denen fast alle Samenzellen mehr oder weniger deutliche Zerfalls-
erscheinungen aufweisen. Der Untergang geht aber nur äußerst
langsam von statten, so daß der durch ihn gesetzte Defekt mittels

einer verhältnismäßig geringen Vermehrung ausgeglichen werden kann. Auf die beim Zerfall der Spermatogonien beobachteten Erscheinungen werde ich erst in einer späteren Arbeit eingehen.

Offenbar befinden sich die in den Spermatocysten liegenden Spermatogonien niemals in einem vollkommenen Ruhezustand, sondern sie scheinen sich stets, wenn auch nur äußerst langsam, zu vergrößern. Haben sie dann eine gewisse Maximalgröße erlangt, so erfolgt bei günstiger Lagerung und unter vorteilhaften Ernährungsbedingungen eine Teilung in 2 Tochtterspermatogonien. Sind die Bedingungen jedoch ungünstig gelagert, dann verfällt die betreffende Spermatogonie der Degeneration. Ein wirkliches Ruhestadium scheint es also bei den Spermatogonien nicht zu geben, es sei denn, daß die kleinsten, einzeln oder in Gruppen im Bindegewebe liegenden Zellen einen solchen Zustand darstellen.

Im vorigen wurden die Teilungsvorgänge wie sie sich an den Spermatogonien der Ruheshoden abspielen, beschrieben. Diese zeichnen sich stets durch die beträchtliche Größe, besonders des Protoplasmaleibes aus, der einen Durchmesser von 34 bis zu 40 μ besitzen kann. Mit Recht bezeichnet sie *M e v e s* (1897) als „große Spermatogonien“. Am auffälligsten tritt diese ihre Eigenschaft während des Muttersternes zutage, hier ist der Zelleib stets in jeder Richtung noch um einige Mykra größer, als früher im Zustand des Monospirems, während der Prophase der Teilungen erfolgt also zweifellos noch ein ziemlich beträchtliches Wachstum der Zelle.

Die kleinen Spermatogonien.

Zu Beginn der Geschlechtsperiode setzt dann eine allgemeine Vermehrung der Spermatogonien eines Hodens ein, mehrere Teilungen erfolgen rasch nacheinander, ihr Endergebnis sind schließlich die Spermatocyten. Die Vermehrung geht, mit Ausnahme der Restspermatogonien, von allen Spermatogonien einer Ampulle aus, welche nicht in Rückbildung begriffen sind. Sie teilen sich ganz gleichmäßig mehrmals unmittelbar hintereinander und infolgedessen befinden sich alle in einer Cyste vereinigten Zellen stets auf dem gleichen Zustand der Mitose. Dieser Umstand allein läßt es in Zusammenhang mit der Tatsache, daß alle Spermatogonien gemeinsamen Ursprungs von einer gemeinsamen Hülle, den Follikelzellen ihrer Mutterspermatogonie, umgeben sind, äußerst wahr-

scheinlich erscheinen, daß alle diese in einer Cyste vereinigten kleinen Spermatogonien von einer einzigen großen Spermatogonie abstammen. In den Gruppen der Restspermatogonien, ebenso wie im Ruhehoden, ist ja jede einzelne große Spermatogonie durch ihre Follikelzellen deutlich von der Umgebung abgegrenzt und stellt demnach eine besondere Cyste dar.

Wie viele derartiger Teilungen zu Beginn der Vermehrungsperiode aufeinander folgen, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen. Jedenfalls läßt sich die Zahl der schließlich in jeder Cyste enthaltenen Zellen mit größter Genauigkeit ermitteln, allerdings erst dann, wenn die reifen Spermatozoen in Bündeln beieinander liegen, so wie es Abbildung 2 darstellt. Auf Querschnitten durch die Köpfe eines solchen Pakets — die Abbildung gibt einen Längsschnitt wieder — erblickt man jeden Samenfaden als einzelnen, gut isolierbaren Punkt, die Gesamtmenge läßt sich mittels des Projektionsapparates oder Zeichenprismas leicht auszählen. Das Ergebnis von 20 derartigen Untersuchungen ist folgendes: 480, 237, 241, 482, 233, 472, 489, 477, 239, 503, 498, 237, 473, 494, 479, 485, 483, 240, 243, 278. Es läßt also zunächst nur ganz verschiedene Zahlenwerte erkennen. Diese können jedoch in zwei Gruppen gesondert werden, nämlich in höhere und niedrigere Werte, eine Tatsache, die sich auch im mikroskopischen Bild erkennen läßt, wo man 2 Arten von Spermatozoenbündel unterscheiden kann, größere und kleinere. Nach diesem Gesichtspunkt zusammengestellt sind die Zahlenwerte der kleineren Bündel 237, 241, 233, 239, 237, 240, 243; die der größeren Bündel 480, 482, 472, 489, 477, 503, 498, 473, 494, 479, 485, 483, 478.

Die Gesamtzahl der kleinen Bündel unter den 20 untersuchten beträgt 7, die der großen 13, demnach sind die letzteren in ungefähr der doppelten Menge vorhanden, wie gleichfalls jedes Schnittbild durch einen reifen Hoden erkennen läßt. Vergleichen wir nun die Werte der einzelnen Cysten zueinander, so ergibt sich für die kleineren: als niedrigste Zahl 233, als höchste 243, im Durchschnitt 238; und für die größeren: als niedrigste Zahl 472, als höchste 503, im Durchschnitt 484.

In den großen Cysten sind also durchwegs fast genau doppelt so viele Spermatozoen enthalten, als in den kleinen. Aus dieser Tatsache allein darf man mit ziemlicher Sicherheit schließen, daß sich die Zellen

der großen Cysten einmal öfter geteilt haben, als die der kleinen, jedoch noch nicht, wie viele Teilungen im ganzen stattgefunden haben. Da jedoch alle Gebilde einer Cyste von einer einzigen Spermatogonie abstammen, so muß, falls der Teilungsrythmus wirklich vollkommen gleich für alle war, d. h. jede Spermatocyte einer Cyste aus einer gleichen Anzahl von Mitosen hervorgegangen ist, die Gesamtzahl der jeweils vereinigten Spermatocyten eine Potenz von 2 sein, also nach der ersten Teilung gleich 2, nach der zweiten Teilung gleich 4, nach der dritten gleich 8 usw. Nach der achten Teilung betrüge sie gleich $2^8 = 256$ und nach der neunten gleich $2^9 = 512$.

Diese beiden letzteren Werte liegen ganz nahe bei den von mir ermittelten Zahlen. Berücksichtigt man nun die äußerst geringen Unterschiede, die ich bei der Zählung feststellen konnte, die Schwankung beträgt für die kleinen Cysten 10, für die großen 31 und außerdem noch den Umstand, daß während der Spermatocytenogenese und Spermatohistogenese in fast jeder Cyste noch einige Samenzellen physiologischerweise zugrunde gehen, dann kann man wohl schließen, daß jede Spermatide in den kleinen Cysten aus 8, in den großen Cysten aber aus 9 Teilungen hervorgegangen ist.

Von diesen entfallen 2, nämlich die beiden letzten, auf die beiden Reifungsteilungen, alle übrigen auf die Spermatogonienteilungen. Die Zählungen wurden ja an Spermien vorgenommen, Zahlenermittlungen während und gleich nach der Beendigung der Spermatogonienteilungen, wie sie Gurwitsch (1911) ausführte, sind nur mittels des Rekonstruktionsverfahrens möglich und erfordern sehr viel Zeit. Ich führte sie nicht aus, da sie besser und leichter durch die einfachen und sicheren Zählungen der Spermatozoen ersetzt werden können. Allerdings muß dabei der physiologische Ausfall mit in Betracht gezogen werden.

Unter Berücksichtigung aller dieser Verhältnisse dürfen wir dann den Schluß ziehen, daß jede Spermatocyte aus 6 oder 7 Spermatogonienteilungen während der eigentlichen Geschlechtsperiode hervorgegangen ist. (Wieviel Teilungen großer Spermatogonien während des ganzen Lebens vorhergegangen sind, läßt sich natürlich nicht ermitteln.) Gestützt wird diese Annahme

1. durch die Tatsache, daß alle im Inneren einer Cyste gelegenen Zellen von einer Mutterzelle abstammen,
2. daß alle Zellen einer Cyste sich gleichmäßig teilen und

3. daß die Zahlenverhältnisse sehr nahe an den berechneten Werten liegen und stets geringer sind als diese, also mit dem physiologischen Ausfall erklärt werden können.

Im großen und ganzen vollziehen sich alle diese Teilungen in genau der nämlichen Art und Weise, wie bei den einzelnen Mitosen im Ruhezoden, nur bildet sich nach der Telophase kein vollkommener Ruhekern aus, es tritt keine Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden ein, vielmehr entwickelt sich sofort nach dem Auftreten der Kernmembran, also in einem Zustand der Zellen, wie in Abbildung 38 dargestellt, schon wieder das Monospirem der nächsten Mitose, indem sich die noch gut erkennbaren Chromosomen wieder zu einem lockeren Knäuel anordnen. Dementsprechend finden sich während der ganzen Vermehrungsperiode in den Cysten selbst keine Ruhespermatogonien. Diesem äußerst raschen, ja man kann sagen überstürzten Aufeinanderfolgen der Teilungen mag es auch zuzuschreiben sein, daß die Spermatogonien während zweier Mitosen nicht mehr auf ihre ursprüngliche Größe heranwachsen, sie werden vielmehr mit jeder Teilung kleiner und kleiner, ihre Größe ist also indirekt proportional zur Menge.

Diese zweifellose Herabsetzung der Größe betrifft jedoch in erster Linie das Protoplasma. Der Kern wächst wenigstens während der ersten Vermehrungsteilungen stets noch auf seine ursprüngliche Größe heran, seine Chromatinmasse scheint bei jeder Mitose die nämliche zu sein, wohingegen der Plasmaleib sich zusehends verkleinert. Die Kernplasmarelation verschiebt sich also zugunsten des Kernes. Am deutlichsten kommt dieses Verhältnis wieder bei der Polansicht der Äquatorialplatte zur Geltung, da hier das Chromatin in verhältnismäßig konzentrierter, scharf abgegrenzter Form sehr übersichtlich verteilt ist. Hier findet sich während der späteren Mitosen kein freier, die Chromosomen umgebender Plasmasaum, das Chromatin nimmt vielmehr beinahe den ganzen Raum der Zelle ein (Abb. 31, 32). Daß es sich dabei nicht um individuelle Verschiedenheiten, sondern um tatsächliche, in den Verhältnissen begründete Gegensätze handelt, lehren am besten diejenigen Hoden, deren einer Teil sich noch im Ruhezustand befindet, während im anderen die Vermehrungsperiode schon begonnen hat. So zeigt Abbildung 31 eine kleine Spermatogonie im Vermehrungsstadium aus dem gleichen Hoden wie die in Abbildung 28 wiedergegebene große Spermatogonie; desgleichen stammen die in Abbildung 32

und 29 wiedergegebenen Spermatogonien aus dem Hoden ein und desselben Tieres. Da wie schon erwähnt während der Vermehrungsteilungen häufig kein völliger Ruhezustand des Kernes zu beobachten ist, so muß die Vermehrung des Chromatins Hand in Hand mit den Teilungsvorgängen gehen. In welchem Abschnitt der Mitose sie stattfindet, läßt sich wegen der äußerst verschiedenen Formen welche das Chromatin zeigt und vor allem wegen seiner äußerst verschiedenen Konzentration nicht nachweisen. Daß aber während der Teilungsvorgänge selbst, besonders in der Prophase, eine Vergrößerung einzelner Abschnitte der Zelle noch stattfindet, läßt sich durch Messungen ohne weiteres beweisen.

Erst gegen Ende der Vermehrungsperiode nimmt auch der Kern an Größe ab, diese Verringerung betrifft in erster Linie das Linin und den Kernsaft, aber nicht so sehr das Chromatin. Dem entsprechend erscheinen nach Beendigung der Teilungen die Kerne der jüngsten Spermatocyten zwar klein, aber äußerst chromatinreich (Abb. 39 und 40), ein Umstand, der besonders während der Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen sehr deutlich zur Geltung kommt.

Die Spermatocyten.

Die Wachstumsperiode.

Gleich nach der Abschnürung der Tochterzellen und dem Auftreten der Kernmembran besitzen die jüngsten Spermatocyten einen Durchmesser von 17 bis allerhöchstens 19 μ , der Kern einen solchen von 15—16 μ . Er ist also verhältnismäßig sehr groß und nur von einem ganz schmalen Protoplasmasaum umgeben. Dieser zeigt netzige Struktur, die Zone ist schwer darstellbar, sie ist meist kreisrund und von einer feinen Kapsel umgeben, der Zentralkörper ist stets deutlich zu erkennen. Der Kern zeigt sehr derbes und plumpes Chromatingerüst, das durch dicke Balken mit unregelmäßiger, höckeriger oder gezackter Oberfläche gebildet wird. Meist sind die Balken von ziemlich gleicher Dicke, aber sehr verschiedener Länge, sie gehen unmittelbar aus den Chromosomen der Telophasen hervor und sind untereinander durch feine Lininfäden verbunden. In Kernen, die nach der Heidenhainschen Hämatoxylinmethode behandelt sind, finden sich hie und da nucleolenartige Gebilde (Abb. 39), kleine schwarze Kluxe, die im Kerngerüst zu liegen schei-

nen. Da sie in diesem Stadium bei keiner anderen Färbungsweise nachweisbar sind, stellen sie offenbar wieder Kunsterzeugnisse dar.

Die jüngsten Spermatocyten liegen in den stark erweiterten Cysten äußerst dicht beieinander, unmittelbar nach der Beendigung der Vermehrungsperiode findet sich unter ihnen meist eine geringe Zahl von zugrundegehenden Zellen. Die Degeneration leitet sich mit dem Zerfall des Chromatins ein, der gewöhnlich mit dem Verlust der Aufnahmefähigkeit für spezifische Kernfarbstoffe Hand in Hand geht. Auch beim Olm werden also die jüngsten Spermatocyten von einer Degenerationswelle heimgesucht, offenbar als Folge der veränderten Kernplasmarelation, welche ein Zugrundegehen zahlreicher Zellen bewirkt, bevor das Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma wieder ausgeglichen ist.

In der Folgezeit wachsen die jungen Spermatocyten ziemlich rasch zu beträchtlicher Größe heran und zwar betrifft dieses Wachstum sowohl den Kern als das Protoplasma, das letztere aber in etwas stärkerem Maße, so daß zu Ende der eigentlichen Wachstumsperiode das anfängliche Mißverhältnis in der Kernplasmarelation wieder beseitigt ist. So große Protoplasmaeibei, wie sie bei Spermatogonien aufgefunden werden, besitzen die Spermatocyten jedoch niemals. Ihr Kern hat dann einen Durchmesser von 20–22 μ , der Leib einen solchen von 24–25 μ . Diese Größe behalten sie lange Zeit bei und erst gegen Ende der Prophasen der ersten Reifungsteilungen, unmittelbar vor dem Eintritt der Chromosomen in die Äquatorialplatte, erlangen auch die Spermatocyten sehr beträchtliche Größe; auch bei ihnen werden demnach, ebenso wie bei den Spermatogonien, Hand in Hand mit den Vorbereitungen zur Teilung größere Protoplasamengen angehäuft.

Während des Wachstums selbst spielen sich auch am Kern der Spermatocyten wichtige Veränderungen ab. Niemals kommt es bei ihnen zur Ausbildung richtiger Ruhekerne. Die groben Chromatinbalken strecken sich in die Länge, werden feiner und feiner und bestehen bald nurmehr aus ganz dünnen Strängen, welche den Kern in allen Richtungen durchsetzen und sich dabei häufig überkreuzen. Sie bilden schließlich eine Art von Gerüst, das nur aus schwach färbbaren Fäden besteht, die an vielen Stellen spindel- und knopfförmig verdickt sind und nur hier die spezifischen Kernfarbstoffe wirklich gut aufnehmen, in den Zwischenbrücken aber blasser erscheinen. Die einzelnen Verdickungen sind von ganz

verschiedener Größe, meist nur sehr klein, eben noch sichtbar und nur in größeren Zwischenräumen erblickt man größere Klumpen, die den Faden wesentlich an Dicke übertreffen (Abb. 42). Der Kern ist jetzt vollkommen durchsetzt von einem dichten Netzwerk, dessen einzelne Fäden den geschilderten perlschnurähnlichen Bau zeigen, nur sind die einzelnen Körner eben nicht von gleicher Ausdehnung, zwischen je 2 größeren befinden sich vielmehr 2—5, manchmal auch mehr kleinere. Ueberkreuzungen der Fäden (oder des Fadens?) finden sich stets an den Stellen der größeren Chromatinklumpen, es läßt sich aber niemals mit Sicherheit entscheiden, ob es sich um ein Netzwerk, bestehend aus vielen Einzelfäden, handelt oder nur um einen einzigen, vielfach gewundenen feinen Faden, der sich wegen des engen, für seine Ausbreitung zur Verfügung stehenden Raumes oftmals selbst überschneidet. Es gelingt nämlich jederzeit nicht allzuschwer, den Faden über lange Strecken hin ohne jede Unterbrechung zu verfolgen. Gabelungen kommen nie zur Beobachtung, sondern nur echte Ueberkreuzungen. Von Lininbrücken kann in diesem Zustand nicht gesprochen werden. Alle Teile des Kerngerüsts bestehen aus Basichromatin, nur nehmen die einzelnen Abschnitte den Farbstoff nicht mit der gleichen Intensität auf und erscheinen deshalb gekörnt.

Während der zuletzt beschriebenen Vorgänge treten im Innern des Kernes auch stets einige Nukleolen auf, häufig nur ein einziger, manchmal aber auch bis zu dreien. Sie zeigen in bezug auf ihre Lage keine Besonderheiten, bald finden sie sich mehr in der Mitte, bald unmittelbar unter der Oberfläche gelegen, sie sind kreisrund und sehr scharf von der Umgebung abgesetzt, jedoch ohne Hof. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung erscheinen sie leuchtend rot, bei Dreifachfärbung nach Flemming violett. Es handelt sich also um Chromatinnukleolen. Ihr erstes Auftreten fällt in die Zeit der Ausbildung des feinen Netzwerkes, von da ab nehmen sie an Größe parallel mit dem Kernwachstum zu, im Höchstfalle erreichen sie einen Durchmesser von 3—4 μ und verschwinden mit der Ausbildung des Monospirems meist wieder vollkommen.

Alle die eben beschriebenen Veränderungen am Bau des Kernes wickeln sich sehr rasch nacheinander ab, Stadien, welche die Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen mit den zuletzt geschilderten Formen verbinden, sind nur verhältnismäßig selten. Meist zeigen sie ein Aussehen, wie es Abbildung 41 wiedergibt; sie

erinnern in ihrem Bau also entfernt an die Ruhekerne anderer Zellen. Der klare Kernsaft ist durchsetzt von dicken Chromatinzügen, die sich häufig überkreuzen. An diesen Stellen färben sie sich stärker, auch erscheinen sie hier meist nicht unbeträchtlich verdickt. Mit der zunehmenden Länge des Fadens, die mit einer wesentlichen Querschnittverringerung einhergeht, bildet sich dann rasch das in Abbildung 43 wiedergegebene Stadium aus. Das frühere Mißverhältnis in der Kernplasmarelation ist, wie schon erwähnt, jetzt wieder ausgeglichen, der Kern besitzt etwa $22\ \mu$ Durchmesser, die ganze Zelle $25\ \mu$, selten mehr. Auf Grund dieser Tatsache gehören Rückbildungsvorgänge in der Folgezeit zu den Seltenheiten, die Spermatocyten haben ihre innere Depression überwunden. Die eigentliche Wachstumsperiode ist damit beendet. Der Kern zeigt nunmehr stets kugelförmige Form. Die ganze Zelle schmiegt sich im allgemeinen den umliegenden Gebilden an, wodurch sie verschiedenes Aussehen zeigt; sie besitzt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle jedoch kegelförmige Gestalt, indem der Protoplasmasaum nach einer Seite hin spitzig, auf dem Schnitt dreieckig erscheinend ausgezogen ist, während er im übrigen den Kern gleichmäßig umgibt (Abb. 47—51). An der Stelle der stärksten Protoplasmaansammlung findet sich nunmehr stets das deutlich zweigespaltene Centriol, umgeben von einer schmalen, schwer darstellbaren Sphäre. Nur selten gelingt es, die äußerst dünne Sphärenmembran anschaulich zu machen. Zentralkapseln, wie sie Heidenhain (1900) beschreibt, und fädige in Zusammenhang mit der Sphäre stehende Gebilde im Protoplasma konnte ich nur in ganz vereinzelt Fällen nachweisen, allerdings habe ich diesen Bildungen, wie dem Bau des Plasma überhaupt, keine höhere Aufmerksamkeit zugewendet. Bei den eben beschriebenen Spermatocyten zeigt das Plasma feinen netzigen Bau und außer der Sphäre keine Einlagerungen.

Die Prophasen der ersten Reifungsteilung.

Der dünne, richtungslose Knäuel.

War es während der ganzen Wachstumsperiode nur schwer zu entscheiden, ob die Kernstruktur ein echtes Netzwerk war oder nicht, so vollziehen sich jetzt Veränderungen welche jeden Zweifel über den Bau des Kerngerüsts verschwinden lassen. Es entwickelt

sich nämlich ein einziger feiner, kontinuierlicher Faden, der den ganzen Kern in zahlreichen Windungen gleichmäßig durchsetzt. Ueberkreuzungen sind jetzt nicht zu beobachten, die einzelnen Teile des Spirems berühren sich nicht, die Windungen zeigen keinerlei Regel in ihrem Verlauf und stehen untereinander nicht durch Linienbrücken in Verbindung. Der Kernsaft ist ganz klar und läßt keine Struktur erkennen. Der Faden ist an vielen Stellen leicht spindelig verdickt und zeigt dadurch häufig eierstabähnliches Aussehen, seine Oberfläche ist glatt. Die einzelnen Körner des Netzwerkes sind also jetzt miteinander verschmolzen und haben dabei etwas an Größe zugenommen. Als Folge davon färben sich nunmehr alle Teile des Fadens gleichmäßig, der einzige Unterschied besteht in der verschiedenen Dicke. Niemals liegen zwei Abschnitte des Spirems auf längere Strecken hin parallel zueinander, kürzere Parallelagerungen einzelner Teile kommen bei dem äußerst mannigfaltigen Verlauf des Gebildes häufig vor, sie bedeuten jedoch stets nur zufällige Lagebeziehungen, denen keinerlei Bedeutung beizumessen ist. In seltenen Fällen sind auch jetzt noch Nucleolen vom oben beschriebenen Bau nachzuweisen, sie gehen jedoch in der Folgezeit rasch im Kernsaft unter (Abb. 45). Die Entstehung dieses Monospirems geht offenbar so von statten, daß der das Netzwerk bildende Faden sich in seinen einzelnen Abschnitten an den Kreuzungsstellen voneinander entfernt. So muß sich aus dem Netzwerk unmittelbar ein kontinuierlicher Knäuel entwickeln, der zunächst den nämlichen Bau wie dieses besitzt. Sehr bald tritt aber die Verschmelzung der einzelnen Körner ein.

Nach der Beendigung des Wachstums kommt es in den Spermatocyten des Olmes also zur Ausbildung eines Monospirems. Dieses läßt sich nicht unmittelbar von den Chromosomen der letzten Oogonienteilung ableiten, da das eben beschriebene netzförmige Kernstadium dazwischen liegt. Alle Vorgänge spielen sich jedoch unmittelbar hintereinander ab, so daß von einem Ruhestadium der Spermatocyten sicher nicht gesprochen werden kann. Die Kontinuität des Chromatins bleibt während der ganzen Zeit gewahrt, es hat lediglich die verschiedensten Umgestaltungen erfahren, welche wohl in der Größenzunahme des Kernes und in der beträchtlichen Verlängerung und Verschmälerung der Teile des Kerngerüsts begründet sind. Während des Wachstums selbst ist die rein fädige Struktur nicht

so deutlich zu erkennen, es gibt vielmehr Stadien, welche die Entscheidung, ob Netz oder Faden, schwer fallen lassen, sobald die Spermatocyten jedoch ihre endgültige Größe erlangt haben, kann über die Struktur der chromatischen Substanz kein Zweifel mehr bestehen, sie bildet jetzt einen dünnen richtungslosen Knäuel.

Bekanntlich bezeichnet Hertwig das ganze Stadium der Spermatocyten von der letzten Spermatogonienteilung bis zur ersten Reifungsteilung als Wachstumsperiode. Schon in meiner vorläufigen Mitteilung über diese Untersuchungen (1918 b) habe ich darauf hingewiesen, daß sich dieses Wachstumsstadium in zwei Unterabteilungen zerlegen läßt, eine erste eigentliche Wachstumsperiode, in welcher tatsächlich eine Vergrößerung der Zelle erfolgt und in eine zweite Periode, in welcher keine wesentliche Größenzunahme mehr statt hat, in der sich aber wichtige Veränderungen an der chromatischen Substanz abspielen. Beide gehen ohne scharfe Grenze ineinander über, doch ist die erste Periode vor der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels stets beendet.

Der polar gerichtete Knäuel.

Zunächst spielen sich nun wieder solche Veränderungen an der chromatischen Substanz ab, die nur die Struktur, nicht aber ihre Lagebeziehungen betreffen. Der bis dahin vollkommen kompakte Faden wird wieder dünner und feiner und scheint schließlich wieder nurmehr aus einer Reihe feinsten Körnchen zu bestehen, die untereinander von sehr verschiedener Größe sind und nur durch ganz schwache, die sauren Chromatinfarbstoffe eben annehmende Brücken in Verbindung stehen. Die Stellen der früheren spindelförmigen Auftreibungen des Fadens sind durch gröbere Klumpen gekennzeichnet, zwischen ihnen liegen 3–4 oder auch mehr wesentlich kleinere Körnchen, oft an der Grenze der Sichtbarkeit. Der ganze Faden bietet jetzt wieder das Bild einer Perlenkette (Abb. 46). Er ähnelt in seinem Bau also wieder den Teilen des früheren Netzwerkes, nur sind die Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Körnern jetzt noch feiner als dort. Dieses Verhalten kommt bei allen Färbemethoden zum Ausdruck, die Gesamtmasse des Chromatins erscheint gegen früher oft etwas verringert (Abb. 45, 46), sie erfährt in der Folgezeit eine wesentliche Konzentration, die eine Vermehrung vortäuschen kann.

Die Konzentration geht in der Art und Weise vor sich, daß die einzelnen Körner näher aneinanderrücken und stellenweise miteinander verschmelzen. Sobald sich diese Veränderungen geltend machen, kann man auch Umgestaltungen in den Lagebeziehungen des Fadens beobachten, jedoch zunächst nur an Zellen, bei denen die Sphäre im Schnitt liegt, die also parallel zur Achse des Kegels getroffen sind. Bei ihnen bemerkt man, wie die einzelnen Schlingen des Fadens in dem dem Zentralkörper gegenüberliegenden Teil des Kernes ihre Richtungslosigkeit verlieren und nunmehr parallel zueinander, senkrecht zur Oberfläche des Kernes in der Richtung auf die Sphäre zu verlaufen. Diese selbst stellt ein kleines, schwer darstellbares, scharf gegen das übrige Plasma abgesetztes kugeliges Gebilde dar, in welchem die beiden Centriolen liegen. Diese zeigen meist punktförmige, selten etwas längliche Gestalt, ihr gegenseitiges Lageverhältnis ist kein konstantes, eine Linie, welche die beiden Gebilde miteinander verbindet, trifft in ihrer Verlängerung den Kern bald unmittelbar, bald schneidet sie ihn tangential, bald trifft sie ihn überhaupt nicht. Die einzelnen Schleifen des Fadens gelangen in der Polseite bis an die deutlich erhaltene Kernmembran, biegen an ihr spitzwinkelig um, verlaufen in den Kern zurück und geben bald ihren gerichteten Lauf wieder auf, um in dem allgemeinen Wirrwarr zu verschwinden (Abb. 47). Freie Enden sind auch hier nicht zu beobachten, die beschriebene Orientierung der Turen geht ohne jeglichen Zerfall des Fadens, nur durch die Konzentration seiner Teile vor sich. Als Folge dieses Vorganges erscheinen die orientierten Abschnitte des Fadens meist dicker als die ungeordneten. In Ausnahmefällen kommen auch jetzt noch vereinzelt Nucleolen zur Beobachtung (Abb. 47).

Durch welche Kräfte die Ordnung der Chromatinmassen bewirkt wird, läßt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Man kann keinerlei Linienbrücken erkennen, unter deren Zug sie erfolgt, sie steht aber ganz offenbar in innerer Abhängigkeit von der Sphäre, wie ja der Umstand beweist, daß sie stets ihren Anfang in dem diesem Gebilde zunächst liegenden Teil des Kernes nimmt, auch der Verlauf der Turen des Fadens, wenn die Ordnung des Kernes eine vollkommene ist, deutet auf solche Beziehungen hin. Irgendwelche Fasern jedoch, welche von den Centriolen zum Kern ziehen, sind niemals zu erkennen, ebensowenig zeigt die Kernmembran irgendwelche Lücken, die den fraglichen Fasern zum Durchtritt

dienen können. Es handelt sich hier also um äußerst feine gegenseitige Wechselbeziehungen, die vielleicht rein chemischer Art sind und deshalb morphologisch nur in ihren Folgeerscheinungen mittels unserer Untersuchungsmethoden nachgewiesen werden können.

Die Orientierung des Fadens schreitet in der gleichen Weise, wie sie begonnen hat, fort und breitet sich über einen immer größer werdenden Bezirk des Kernes aus, gleichzeitig erfährt der Faden selbst eine Verkürzung und Verdickung, ohne dabei jedoch sein perlschnurartiges Aussehen zu verlieren; es findet eben eine Konzentration des Chromatins und Verschmelzung mehrerer kleiner Klumpen zu einem größeren statt. Dadurch werden auch die Verschiedenheiten in der Größe der einzelnen den Faden zusammensetzenden Körner ausgeglichen. Deutlich kann man nunmehr erkennen (Abb. 48), wie die einzelnen Turen gegen die der Sphäre, gegenüberliegende Seite des Kernes zu verlaufen, hier scharf umbiegen, in den Kern zurückkehren und schließlich wieder im wirren Teil des Knäuels verschwinden. An der Grenze beider Abschnitte liegen die Fadenschlingen jetzt besonders dicht, sie überschneiden sich häufig, ohne sich jedoch auch hier jemals zu berühren. Wie schon erwähnt, geht diese Orientierung mit einer Umlagerung der einzelnen Bestandteile des Fadens Hand in Hand, eine Tatsache, die sich sehr schön beobachten läßt und unter anderem auch in der Erscheinung zum Ausdruck kommt, daß die in der Polseite des Kernes gelegenen Teile des Fadens, an welchen sich die Orientierung schon vollzogen hat, etwas dicker erscheinen als diejenigen Abschnitte, welche noch in der gleichen Weise wie früher vielfach gewunden in der Gegenpolhälfte gelegen sind. Erst nach vollkommen durchgeführter Orientierung zeigt der Faden wieder in allen seinen Teilen gleichen Bau.

Die Veränderungen in der Struktur des Kernes nehmen nun ihren Fortgang, indem das Spirem sich weiterhin verkürzt und verdickt. Stets behält es dabei seine Zusammensetzung aus einzelnen Körnern bei und alle Veränderungen in der Form und Lage des Fadens sind in letzter Linie nur durch die gegenseitige Verschiebung und Formveränderungen dieser Einzelelemente bedingt. Sie erscheinen bald nicht mehr als Körner, sondern als kurze Stäbchen, deren Längsachse quer zur Verlaufsrichtung des Fadens gestellt ist, die beiden Enden jedes Stäbchens ragen also frei in, den Kernsaft. Sie sind untereinander von verschiedener Größe

in der Mitte leicht spindelförmig verdickt und an diesen Stellen häufig mit den Nachbarkörnern verklebt. Dadurch wird manchmal das Bild eines zentralen Achsenfadens hervorgerufen und es läßt sich nicht entscheiden, ob dies ein Kunstprodukt der Färbung oder die Folgeerscheinung einer tatsächlichen Verschmelzung der einzelnen Chromatinelemente ist. Am längsten erscheinen die Stäbchen zumeist in denjenigen Abschnitten des Spirems, welche in der Polseite des Kernes gelegen sind, während sich in den übrigen Teilen der frühere perlschnurähnliche Bau noch länger erhält.

Die Orientierung des Fadens schreitet stetig, allerdings nach der großen Anzahl der vorgefundenen gleichen Stadien zu schließen sehr langsam fort, bald erscheint er in den größeren Abschnitten des Kernes geordnet (Abb. 49). Man erkennt jetzt schon deutlich, daß nicht alle Fadenturen quer durch den ganzen Kern verlaufen. Die Mehrzahl von ihnen geht zwar aus dem noch ungeordneten Teil des Knäuels hervor, zieht dann der Krümmung der Kernoberfläche im großen und ganzen folgend bis zu der Stelle der Membran, welche der Sphäre gegenüberliegt und biegt dort scharf um, um wieder parallel zur Kernoberfläche zum entgegengesetzten Teil des Kernes zurückzuverlaufen und sich dort im ungeordneten Abschnitt bald der Beobachtung zu entziehen. Manchmal kehrt eine Tur jedoch schon in der Polhälfte des Kernes in mehr oder weniger flachem Bogen wieder um und verläuft zur Sphärenseite zurück. An solchen Stellen gelingt es schon jetzt leicht, den Faden über große Abschnitte hin fortlaufend zu verfolgen. Hier wie an allen Stellen zeigt es sich dabei deutlich, daß die Kontinuität des Knäuels nirgends unterbrochen ist, es handelt sich vielmehr um ein in sich geschlossenes, kontinuierliches Spirem.

Die anfangs nur in der Polseite des Kernes beobachteten Veränderungen an der chromatischen Substanz greifen schließlich auf alle Abschnitte über. Dabei erfährt der Faden, soweit eine solche Bezeichnung bei dem veränderten Baue jetzt überhaupt noch angewendet werden darf, weiterhin eine wesentliche Verkürzung und auch als Folge der Umwandlung der Körner in quergestellte Stäbchen eine nicht unbeträchtliche Verbreiterung. Offenbar verschmelzen auch häufig mehrere hintereinander gelegene Körner miteinander und bedingen dadurch die Verdichtung des Chromatins, als deren Folge die Verkürzung des Fadens zu beobachten ist. Hand in Hand mit diesen Vorgängen gewinnt der Kern in allen seinen

Teilen wesentlich an Uebersichtlichkeit (Abb. 50, 51). Jetzt ist an geeignet gelagerten Kernen sehr gut die Regelmäßigkeit im Verlauf des Spirems zu erkennen. Alle Turen des Fadens zeigen nämlich eine Verlaufsrichtung mehr oder weniger parallel zur Oberfläche des Kernes gegen diejenige Stelle der Membran zu, welche der Sphäre gegenüberliegt. Hier biegen sie nach wie vor scharf um und verlaufen in den Kern zurück. Bis etwa zu seiner Mitte liegen sie im großen und ganzen parallel, und ändern erst von hier ab ihre Richtung, indem sie in weitem Bogen, manchmal leicht geschlängelt und häufig unterhalb der ganzen Keramembran gewissermaßen hinkriechend umbiegen, um dann wieder die Richtung gegen die Sphäre hin aufzunehmen. Auch jetzt sind nirgends freie Endigungen zu beobachten, an keiner Stelle im Kerne, auch nicht an der der Sphäre gegenüberliegenden Seite, wo die scharfe Umbiegung erfolgt.

Der lockere richtungslose Knäuel ist nunmehr in den polargerichteten Knäuel umgewandelt, der ganze Vorgang vollzog sich ohne eine Lösung des Zusammenhanges, einzig und allein durch die gegenseitige Verschiebung und Verschmelzung, wahrscheinlich auch Nebeneinanderlagerung der kleinen, den lockeren Knäuel ursprünglich zusammensetzenden Körnchen. Im großen und ganzen verlaufen die Turen des Fadens in der Polhälfte des Kernes jetzt anscheinend parallel zueinander, d. h. alle in der Richtung gegen das Centriol zu. Denken wir uns an die der Sphäre zunächst liegende Stelle der Kernoberfläche eine Tangentialebene angelegt, so verlaufen alle Turen des Fadens in Ebenen, welche auf diese Tangentialebene senkrecht stehen und sich gegenseitig in der Mittelsenkrechten zu ihr schneiden. Sie zieher in Wirklichkeit nicht vollkommen parallel zueinander, sondern parallel zur Kernoberfläche der Richtung der Meridiane folgend, was am deutlichsten in der Nähe der Sphäre zur Geltung kommt, am wenigsten in der Gegenpolseite, wo die Schleifen in großen Bogen verlaufen und dabei die bestimmte Richtung etwas verlieren. Wenn man daher einen Kern in diesem Stadium von der Gegenpolseite aus zu Gesicht bekommt, so kann man, besonders wenn es sich nur um einen kalottenförmigen Anschnitt handelt, häufig von der Orientierung nichts bemerken (Abb. 52).

Ein ganz anderes Bild dagegen bietet ein Schnitt durch einen solchen Kern in der Nähe der Sphäre parallel zu der Tangential-

ebene, die an den dem Centriol zunächst gelegenen Punkt der Oberfläche angelegt wurde (Abb. 55). Durch ihn werden die hier fast parallel verlaufenden Fadenturen durchweg fast quer getroffen und erscheinen deshalb im Schnitt als Punkte oder als leicht oval geformte Gebilde, die deutlich voneinander isoliert und meist recht übersichtlich angeordnet sind. Nunmehr gelingt es auch, die Zahl der Schleifenturen festzustellen, ähnlich wie es auf dem Querschnitt eines Kabels möglich ist, die einzelnen Fäden, welche ihn zusammensetzen, zu zählen. Bei schwacher Vergrößerung erscheint das Bild meist ganz klar und übersichtlich, versucht man jedoch bei stärkerer Vergrößerung die einzelnen Fadenquerschnitte zu isolieren, so stößt man sehr bald auf Schwierigkeiten. Nur die wenigsten Turen verlaufen nämlich genau senkrecht zur Schnittrichtung, sind also wirklich quer getroffen, die überwiegend große Mehrzahl ist schräg getroffen und oft liegt gerade der Bogen einer Schleife in der Schnittebene. Eine geringe Verstellung mit der Mikrometerschraube verändert das ganze Bild. Nur bei Verwendung ganz dünner Schnitte und unter Benützung relativ schwacher Vergrößerungen gelang es, die Zahl mit der wünschenswerten Genauigkeit zu ermitteln. Mit Hilfe des Zeichenapparates wurden die Querschnittsbilder von 56 Zellen abgezeichnet und während der Anfertigung der Skizzen die Mikrometerschraube nicht bewegt. Das dabei gewonnene Zahlenergebnis war folgendes: in 46 Fällen 36 Querschnitte, je 2mal 35 und 34, 4mal 33. In 2 Fällen blieben unklare Stellen im Bilde übrig. Als Durchschnitt ergab sich also für die überwiegend große Mehrzahl der Fälle die Zahl 36, also die doppelte Normalzahl der Chromosomen.

Da wir es bei den besprochenen Kernen mit einem kontinuierlichen Faden zu tun haben, der in kreisähnlichen Turen verläuft, so muß jede einzelne Schlinge zweimal getroffen werden, nach dem Gesetz, daß eine Gerade einen Kreis stets an 2 Punkten schneidet. Demnach sind im Kern jetzt $\frac{36}{2}$, also 18 Fadenturen vorhanden oder mit anderen Worten: Im lockeren polargerichteten Knäuel entspricht die Anzahl der Fadenturen der Normalzahl der Chromosomen.

Ebenso aber, wie die Chromosomen untereinander von ganz verschiedener Größe sind, so zeigen auch die Fadenturen ganz

verschiedene Länge, sie berühren zwar alle die Kernmembran an der dem Centriol gegenüberliegenden Stelle, mit ihrem flachen Bogen erreichen sie jedoch nur zum geringsten Teil die entgegengesetzte Seite der Kernmembran, zum Teil gelangen sie nur bis zur Kernmitte. Zwischen diesen beiden extremen Größen finden sich alle Uebergangsformen, wie auch aus den betreffenden Abbildungen (50—58) deutlich zu erkennen ist.

Dieser lockere, polargerichtete Knäuel stellt einen Zustand des Kernes der Spermatocyte dar, der schon bei den verschiedensten Objekten beobachtet wurde, ja er scheint ein konstantes Stadium in der Spermato- und Oogenese zu sein. Bisher wurde er meist mit dem Namen „Bukettstadium“ belegt. Diese Bezeichnung ist jedoch, wie ich schon früher auseinandergesetzt habe, nicht gut gewählt. Sie geht nämlich, ganz abgesehen davon, daß ein Blumenbukett niemals auch nur annähernd so aussieht wie ein Kern in diesem Zustand, von der irrigen Anschauung aus, daß an dem Zustandekommen dieses Bildes kein kontinuierlicher Faden beteiligt ist, sondern einzelne, bogenförmig verlaufende Chromosomen, die mit ihren freien Enden gegen die Sphäre zu gerichtet sind. Wie ich aber schon öfters betont habe, gibt es in diesem Zustand keine freien Enden, schon die Entstehungsweise des ganzen Bildes, die sich beim Olm in so besonders schöner Weise beobachten läßt, macht dies klar. Aber selbst wenn wir das Zustandekommen der Orientierung nicht kennen würden, so fiel es trotzdem nicht schwer, am vollausgebildeten polargerichteten Knäuel die Kontinuität des Fadens nachzuweisen. Es ist richtig, die Schlingen biegen in der Polhälfte des Kernes sehr scharf, fast spitzwinkelig um, im Gegensatz zur gegenüberliegenden Seite, wo die Richtungsänderung in weitem Bogen ganz allmählich erfolgt. Die Knickungsstelle mag auch die Grenze zwischen je 2 Chromosomen andeuten, ein Spalt jedoch oder eine sonstige deutliche Unterbrechung der Fadens läßt sich nicht nachweisen. Dies kann ohne weiteres schon häufig an dicken Schnitten beobachtet werden, wie sie der Abbildung 47—51 zugrunde liegen, noch besser aber an günstig geführten dünnen Schnitten, wie solche in Abbildung 53 und 54 wiedergegeben sind. Hier liegen jeweils nur wenige Fadenturen in der Schnittebene und man kann dabei ganz deutlich erkennen, daß von einer Unterbrechung des Fadens gar nicht die Rede sein kann. Die Chromosomenzahl kommt demnach lediglich in der Anzahl der Schleifen

turen zum Ausdruck, nicht aber in einem Zerfall in einzelne getrennte Abschnitte.

Die seitlichen Ausläufer.

Diese polare Orientierung bleibt ziemlich lange erhalten, ohne daß sich irgendwelche Veränderungen in der Lage des Fadens beobachten lassen. Dagegen erleidet die chromatische Substanz in Bezug auf ihren Bau auch weiterhin tiefgreifende Umgestaltungen. Die Zusammensetzung des Spirems aus einzelnen quergestellten Stäbchen wird klarer und klarer, die Stäbchen verlängern sich nach den Seiten (Abb. 53 und 56). Wenn dieses Wachstum stärkeren Umfang angenommen hat, dann erscheinen sie nie mehr gleichmäßig dick, sondern deutlich spindelförmig, indem der dickste, zentrale Abschnitt den eigentlichen Faden bildet, während die beiden häufig leicht geschlungen und gewunden frei in den Kernsaft ragenden Enden wesentlich dünner sind. Unwillkürlich erinnert der Bau der chromatischen Substanz jetzt an die in der Ovogenese so häufig aufgefundenen, zuerst von Rückert (1892) eingehend beschriebenen und als Lampenzylinderputzer-Formen bezeichneten Zustände der Chromosomen, nur mit dem Unterschiede, daß in den Keimbläschen der Eier eine zentrale Körnerreihe nicht nachgewiesen werden kann, während sie bei den Spermatocyten des Olmes sehr deutlich ausgebildet ist.

Die seitlichen Ausläufer werden nach und nach immer dünner und länger, der Unterschied gegenüber den zentralen Körnern tritt dadurch immer deutlicher zutage (Abb. 57, 58). Das Spirem zeigt jetzt wieder, wie vor der polaren Orientierung, perlschnurartigen Bau, nur gehen von den „Perlen“ seitliche Ausläufer in den Kernsaft. Am schönsten zeigen sich diese Bilder bei der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode, durch typische Kernfärbemittel kommen sie nicht so deutlich zum Ausdruck, da das Chromatin in diesem Zustand offenbar eine geringere Affinität für spezifische Kernfarbstoffe besitzt, es färbt sich schlechter und zwar in erster Linie die seitlichen Ausläufer, die stets wesentlich blasser erscheinen, als die zentrale Körnerreihe. Auch diese Eigenschaft haben die hier beschriebenen Kernformen mit den Lampenzylinderputzer-Formen gemeinsam, es vollziehen sich offenbar an der chromatischen Substanz tiefgreifende chemische Veränderungen, welche Umgestaltungen

in der Zusammensetzung und damit der Reaktionsfähigkeit zur Folge haben. Die schlechtere Färbbarkeit ist jedoch auch hier niemals durch eine Auflösung oder ein völliges Verschwinden des chromatischen Knäuels bedingt.

Der dicke, richtungslose Knäuel.

Die seitlichen Ausläufer bleiben nicht lange erhalten, sie verschwinden vielmehr bald wieder, offenbar schmelzen sie ab und werden im Kernsaft resorbiert. Die Einleitung dieses Vorganges stellt ihre schlechtere Färbbarkeit dar, die sich sehr bald auch bei der Eisenhämatoxylinmethode deutlich geltend macht, hier erscheint dann die zentrale Körnerreihe schwarz, die seitlichen Ausläufer aber hellgrau, ihre Konturen sind häufig undeutlich. Mit dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer treten feine Linienbrücken auf, welche die einzelnen Abschnitte des Fadens miteinander verbinden und gleichzeitig geht die polare Orientierung verloren (Abb. 59). Wenn auch die ursprüngliche Verlaufsrichtung zwar im großen und ganzen zunächst noch zu erkennen ist, so ziehen doch die Turen des Fadens jetzt wieder ziemlich regellos durch den ganzen Kern, sie durchsetzen ihn in großen Windungen, die sich gewöhnlich über die ganze Kerndicke erstrecken, Schlängelungen und feinere Windungen sind jetzt kaum mehr zu erkennen. Durch die Uebersichtlichkeit des Kernbildes und vor allem durch die größere Dicke der Körnchen unterscheidet sich dieses Stadium ohne weiteres vom dünnen richtungslosen Knäuel. Das Chromatin ist jetzt eben wesentlich mehr konzentriert, alles Trophochromatin ist abgegeben, die Windungen des Fadens sind deshalb vielmehr gestreckt. Man kann diesen Zustand als **dicke, richtungslose Knäuel** bezeichnen. Auch jetzt noch zeigt es sich klar, daß der Knäuel ein kontinuierlicher ist, daß also noch kein Zerfall in einzelne Chromosomen stattgefunden hat, denn niemals gelingt es auch jetzt, trotz der großen Uebersichtlichkeit des Bildes, freie Enden nachzuweisen.

Die Flemmingfixierung kann auch bei den zuletzt beschriebenen Kernformen zu recht erheblichen Täuschungen führen. Der dünne richtungslose Knäuel wird in den oberflächlichsten Schichten meist vollkommen zerstört, die Kerne erscheinen dann gleichermaßen homogen. Mit der zunehmenden Konzentration des Chromatins wächst auch seine Widerstandskraft gegenüber der Osmiumsäure, im Stadium des polargerichteten Knäuels sind deshalb die Kern-

strukturen meist auch in den oberflächlichsten Schichten des Hodens noch leidlich erhalten. Besonders schädigend wirkt jedoch der Einfluß der Flemmingfixierung auf diejenigen Kerne, bei denen das Chromatin unter dem Einfluß chemischer Umsetzungen verringerte Färbbarkeit zeigt. Hier finden sich dann häufig bis in tiefere Schichten des Hodens Zellen, in denen auch mittels der Eisenhämatoxylinmethode keinerlei Spuren einer Struktur nachweisbar sind, vielmehr erscheinen die Kerne grau, homogen, das Chromatin ist also durch die Osmiumsäure mehr oder weniger zerstört. Im Stadium des dicken richtungslosen Knäuels dagegen ist die Konzentration der chromatischen Substanz eine so starke, daß sie allenthalben den Einflüssen der Fixierung trotzt und bis in die oberflächlichsten Schichten meist leidlich erhalten bleibt.

Was die als Synapsis bezeichnete Zellform betrifft, so konnte ich sie beim Olm in ganz seltenen Fällen nachweisen, sie betraf zumeist Zellen im Zustand des dünnen richtungslosen Knäuels, manchmal auch solche mit deutlich ausgebildeter polarer Orientierung. Da ich die Synapsis für eine regressive Zellform, für den Ausdruck der beginnenden Degeneration halte, welche niemals in den normalen Entwicklungsgang der Spermatocyte eingereiht werden darf, so werde ich auf sie erst in einer späteren Mitteilung, welche die Rückbildungsvorgänge im Olmhoden behandelt, ausführlich zu sprechen kommen.

Während der zuletzt beschriebenen Vorgänge haben die Spermatocyten weder ihre Größe noch auch ihre äußere Form verändert, ihr Kern besitzt noch immer einen Durchmesser von 20–22 μ , die ganze Zelle einen solchen von 24–26 μ . Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß zwei Spermatocyten, welche das nämliche Kernbild zeigen und in ein und demselben Hoden, ja sogar in einer Cyste beieinander liegen, sehr beträchtliche Größenunterschiede aufweisen können, im Höchstfall solche von 3–4 μ . Scheinbar unterliegen beim Olme die Zellelemente besonders starken individuellen Schwankungen in Hinsicht auf ihre Größe, ein Umstand, der jedoch in Anbetracht der klaren, durch die Lage im Hoden gekennzeichneten Orientierung und Seriierung der einzelnen Stadien in keiner Weise störend wirkt.

Die Längsspaltung des Fadens und die Teilung in einzelne Chromosomen.

Unmittelbar nachdem der Faden die polare Orientierung aufgegeben hat, spaltet er sich der Länge nach in zwei Tochterfaden. Der Vorgang beginnt gleichzeitig an verschiedenen Abschnitten des Spirems, man bemerkt zuerst an einzelnen Stellen nadelösenförmige, längsgestellte Lücken, die sich dann zu längeren Spalten erweitern. Sehr bald ist die Spaltung in allen Abschnitten vollendet, die beiden Spalthälften rücken jedoch zunächst noch nicht auseinander, sondern bleiben parallel nebeneinander liegen, oft auf kurze Strecken wieder ganz dicht nebeneinander verlaufend, so daß hier der Längsspalt nicht zu erkennen ist. In Hinsicht auf ihren Bau gleichen die Tochterfäden ganz dem Mutterfaden, aus dem sie entstanden sind, sie zeigen feinste Körnung, perlschnurartiges Aussehen. Die einzelnen Körner sind untereinander von ziemlich gleicher Größe, nur an ganz vereinzelt Stellen finden sich etwas stärkere Aufreibungen und Verdickungen (Abb. 60).

Unmittelbar nach dieser Längsspaltung und noch bevor sie ganz durchgeführt ist, tritt auch eine Querteilung des Spirems in einzelne Segmente, die Chromosomen ein. Zunächst ist sie nur daran zu erkennen, daß freie Enden in dem bis dahin kontinuierlichen Knäuel auftreten, ein mehr oder weniger breiter Querspalt trennt an verschiedenen Stellen den Zusammenhang des Fadens. Die Anzahl der Chromosomen läßt sich jedoch noch nicht bestimmen, die einzelnen Teilstücke des Fadens sind von zu verschiedener Länge und dabei sehr stark gewunden, bald lassen sie sich durch den ganzen Kern hindurch verfolgen, biegen an der Oberfläche angekommen um und verlaufen im Bogen wieder noch ein gutes Stück in den Kern zurück, bis der nächste Querspalt zu erkennen ist, der ihr Ende anzeigt. Bald wieder sind sie nur kurz und scheinen kaum die Länge eines halben Kerndurchmessers zu besitzen. In Hinsicht auf ihre Lagerung zeigen sie keinerlei Regel, sie überkreuzen sich auch häufig, ohne sich jedoch jemals zu berühren und es ist deshalb ein vergebliches Bemühen, auch mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens, in diesem Zustand ihre Zahl bestimmen zu wollen, so wichtig eine solche Feststellung auch vom theoretischen Gesichtspunkt aus wäre. Deutlich läßt sich auch jetzt noch erkennen, daß die einzelnen Chromosomenpaare nicht vollkommen isoliert im

Kernsaft liegen, sondern untereinander durch allerfeinste, häufig an der Grenze des Sichtbaren liegende Linienbrücken verbunden sind. Diese sind ja seit dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer und dem Verschwinden der polaren Orientierung stets vorhanden und verbinden die einzelnen Abschnitte des kontinuierlichen Knäuels und nach seinem Zerfall die einzelnen Chromosomen miteinander. In der Folgezeit werden sie deutlich und deutlicher, sie verschwinden erst wieder nach der Auflösung der Kernmembran und dem Eintritt der Chromosomen in die Spindel der ersten Reifungsteilung. Unter ihrem Zug vollzieht sich wohl in der Hauptsache die Verlagerung der Chromosomen gegeneinander, die in der nächsten Zeit beobachtet werden kann.

Die Pseudoreduktion durch Tetradenbildung.

Zuerst erfolgt nun eine Verkürzung der einzelnen Chromosomenpaare, die mit einer Verdickung Hand in Hand geht, es findet also abermals eine Konzentration des Chromatins statt, beziehungsweise der Vorgang, welcher während der ganzen Entwicklung der Spermatocyten am kontinuierlichen Faden zu beobachten war, setzt sich auch jetzt nach dem Zerfall an den einzelnen längsgespaltenen Chromosomen fort. Bald erscheinen sie wesentlich dicker, zeigen auch häufig, besonders an Stellen, an denen sie ihre Verlaufsrichtung ändern, plumpe, knopfförmige Auftreibungen (Abb. 61). Auch jetzt gelingt aber die Feststellung der Zahlenverhältnisse noch nicht, da die einzelnen Gebilde noch immer zu unregelmäßigen Verlauf zeigen und an Größe zu verschieden sind. Bald erblickt man leicht hackenförmig gebogene, bald U- oder S-förmig verlaufende Paare, bald solche, die auf lange Strecken hin wellenförmig gelogen, ja selbst korkzieherartig gewunden erscheinen. Stets führen dabei die beiden Spaltheilften alle Biegungen und Windungen gemeinsam aus, sie liegen im großen und ganzen genau parallel, kaum $\frac{1}{2}$ —1 μ voneinander entfernt, und nähern sich von Zeit zu Zeit bis zur Berührung. Ob dabei eine Ueberkreuzung der beiden Hälften erfolgt, läßt sich in diesem Stadium noch nicht feststellen. Das Protoplasma zeigt nach wie vor den nämlichen netzigen Bau, das Centriol ist gespalten und liegt in der kleinen, meist kreisrunden Sphäre, die Sphärenmembran läßt sich hie und da deutlich darstellen.

Übersichtlich erscheinen die Kernbilder jetzt wieder bei Flemmingfixierung, wo das Chromatin geschrumpft und der Kern-

saft homogen erscheint, da die Lininbrücken fast ganz zerstört sind (Abb. 62, 63). Hier kann man jetzt häufig an den Chromosomen stachel- und dornförmige seitliche Auswüchse erkennen, die bei anderen Fixierungsarten nicht in Erscheinung treten, also gleichfalls wohl eine Folge der Osmiumsäurewirkung und der durch sie erzeugten ungleichmäßigen Schrumpfung des Chromatins sind. Jetzt färben sich die Chromosomen sehr deutlich und intensiv mit allen Kernfarbstoffen, besonders schön sind die mit der Dreifachfärbung erzielten Bilder, während die Eisenhämatoxylinmethode die eben beschriebenen Stadien nicht so klar zur Anschauung bringt. Die Niederschläge setzen sich nämlich oft hartnäckig zwischen den Chromosomenpaaren fest (Abb. 64); diese erscheinen dann als breites, plumpes Band, während an anderen Stellen der feine Bau der Chromosomen deutlich zutage tritt. Setzt man aber die Differenzierung länger fort, dann entfärben sich die ursprünglich gut dargestellten Paare vollkommen und dann erst kommt an den zuerst bandförmig erscheinenden Abschnitten die Doppelstruktur der Fadengebilde zur Geltung. Es sind dies Fehlerquellen, die in der Natur des Verfahrens begründet sind und der künstlichen Nukleolenerzeugung an die Seite gestellt werden können, die ja leider die Verwendbarkeit der sonst so vorzüglichen Methode etwas einschränken.

Durch die fortschreitende Konzentration des Chromatins gewinnt das Kernbild mehr und mehr an Uebersichtlichkeit. Die Chromosomenpaare werden weiterhin kürzer und dicker, bald erkennt man deutlich, daß die beiden Spalthälften nicht mehr nebeneinander liegen, sondern umeinander gewunden sind, sich dabei mehrfach überschneidend, sie können sich zwei-, drei- und mehrmals überkreuzen, wodurch die bekannten Bilder entstehen. Ebenso wie die Länge, so ist auch die Form der einzelnen Paare noch immer sehr verschieden, häufig erscheinen sie hufeisenförmig gelogen, die beiden Schenkel dieser Schleife liegen auf lange Strecken hin parallel, so daß hier vier Einzelfaden nebeneinander zu liegen scheinen. Mit der zunehmenden Uebersichtlichkeit des Kernbildes tritt auch mehr und mehr eine Erscheinung zutage, die sich bis dahin nicht deutlich beobachten ließ. Während nämlich im allgemeinen die Chromosomenpaare vollkommen regellos im Kern zu liegen scheinen, also keinerlei gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis zeigen, erblickt man nunmehr häufig auch Paare, deren Längsachse unmittelbar ineinander übergeht, und die nur durch einen schwachen Querspalt

voneinander getrennt sind. Dieser kann so gering sein, daß es oft schwer fällt, seine Anwesenheit überhaupt festzustellen und gerade dieser Umstand macht die Ermittlung der Chromosomenzahl auch jetzt noch äußerst schwierig. Am klarsten liegen die Verhältnisse jetzt wieder in mit Flemmingscher Flüssigkeit fixierten Kernen, in denen lediglich die Chromosomen dargestellt sind und infolge der starken Schrumpfung ihrer Substanz die Abstände zwischen den einzelnen Fadenpaaren größer und deutlicher erscheinen als sie es tatsächlich sind. Mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens gelang es mir bei einer ganzen Reihe derartiger Kerne (Abb. 62, 65), die Zahl der Chromosomenpaare zu ermitteln; sie beträgt 18, ist also gleich der Normalzahl der Chromosomen. Bei anders konservierten Kernen gelingt die Feststellung der Zahl nur in Ausnahmefällen, gewöhnlich bleiben hier einige unklare Stellen zurück, bei denen sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden läßt, ob es sich um ein einziges oder zwei durch Querspalt getrennte Einzelpaare handelt. Die an 20 mit Sublimateisessig fixierten Zellen gewonnenen Ergebnisse sind folgende: 8mal, also fast in der Hälfte der Fälle waren 9 Paare vorhanden, 5mal 18 Paare, in den übrigen Fällen fanden sich je 1mal 17, 15, 12, je 2mal 11 und 10 Paare. Die aufgefundenen Zahlen bewegen sich also durchweg zwischen der Normalzahl der Chromosomen 18 und ihre Hälfte 9. Die Erklärung für dieses auf den ersten Blick recht merkwürdige Verhalten ist leicht zu geben, wenn man die weiteren Vorgänge im Kerne berücksichtigt, ich komme daher erst weiter unten auf sie zu sprechen.

Das Chromatin erfährt weiterhin eine noch stärkere Konzentration, die Chromosomen verkürzen und verdicken sich noch beträchtlich. Durch diesen Vorgang wird auch die Zahl der gegenseitigen Ueberkreuzungen und Verschlingungen verringert, die Paare sind bald auch nicht mehr so stark gewunden, sondern erfahren eine mehr oder weniger große Streckung. Gleichzeitig legen sich je zwei Chromosomenpaare mit ihren Enden aneinander und verschmelzen vollkommen miteinander, so daß es bald nicht mehr gelingt, den ursprünglich trennenden Querspalt nachzuweisen. Diese Vereinigung war ja vom Beginn der Teilung des Fadens an vorbereitet, denn man findet stets in allen Kernen nach dem Zerfall des dicken Knäuels Chromosomenpaare, welche mit ihren Enden mehr oder weniger nahe aneinander liegen und so ihre Zusammengehörigkeit kennzeichnen. An vielen Stellen ist diese allerdings

nicht so deutlich ausgeprägt, da häufig die beiden zusammengehörenden Paare unter einem Winkel aneinanderstoßen; manchmal finden sich auch einzelliegende Chromosomenpaare, welche keinerlei Zugehörigkeit zu anderen Paaren erkennen lassen. Offenbar findet die endweise Vereinigung von je zwei Paaren nicht bei allen Elementen eines Kernes gleichzeitig statt und diesem Umstand sind die Unterschiede in den oben angeführten Ergebnissen meiner Zählungen zuzuschreiben.

Ursprünglich sind in jedem Kern 18 Chromosomenpaare vorhanden. Von ihnen vereinigen sich je 2 miteinander, das Endergebnis, durch das die Pseudoreduktion bewirkt wird, sind also 9 Chromosomengruppen. Wie schon erwähnt erfolgt diese Konjugation bei den einzelnen Gebilden eines Kernes zu verschiedenen Zeiten und das Ergebnis einer Zählung wird verschieden ausfallen, je nachdem wieviel Paare sich schon vereinigt haben. Im günstigsten Fall, besonders bei Flemmingfixierung, kann man alle Paare getrennt voneinander darstellen, bei anderen Konservierungsmethoden gelingt selbst in sehr übersichtlichen Kernen, also solchen, in denen die Konzentration des Chromatins eine beträchtliche ist, niemals die Isolierung aller Gebilde und dementsprechend finden sich hier häufiger 9 Chromosomengruppen als 18 und sehr häufig Zahlen, die zwischen den beiden liegen, da eben einige Chromosomenpaare schon verschmolzen sind, andere aber nicht. Nach vollzogener Vereinigung weist aber zunächst keine Erscheinung mehr auf den Vorgang selbst hin. Die einzelnen Chromosomen sind untereinander an Länge äußerst verschieden (Abb. 65, 66), sie können in dieser Hinsicht um das 3—4fache differieren, die Größe bietet uns also keinerlei Anhaltspunkt für die vollzogene Vereinigung. Häufig verschmelzen auch nicht gleich lange Paare miteinander, sondern es kann fast als Regel bezeichnet werden, daß sich besonders lange Gebilde mit besonders kurzen vereinigen; dadurch erfolgt ein gewisser Größenangleich, als dessen Folge die Chromosomengruppen nicht mehr so stark in bezug auf ihre Länge voneinander verschieden sind, als die einzelnen Paare. Allerdings finden sich bis zum Eintritt der Chromosomen in die Spindel der ersten Reifungsteilung manchmal auch noch einzelliegende Paare, die sich stets durch ihre geringe Größe auszeichnen und zu Unterschieden in den Ergebnissen der Zählung führen können. Es kann eben die Vereinigung der Chromo-

somen erst sehr spät, selbst erst in der Prophase der ersten Reifungsteilung erfolgen.

Durch die endweise Konjugation von 2 Chromosomenpaaren kommt es zur Ausbildung von echten Vierergruppen, also Gebilden, die aus 4 einzelnen Chromatinelementen zusammengesetzt sind. Ueber ihre Entstehung kann beim Olm kein Zweifel bestehen, sie erfolgt durch endweise Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen.

Wenn sich die Konjugation an allen oder wenigstens der überwiegend großen Mehrzahl der Chromosomenpaare vollzogen hat, dann liegen die Verhältnisse in den Kernen, auch als Folge der immer stärker werdenden Konzentration des Chromatins, wesentlich klarer und die Feststellung der Zahlenverhältnisse gelingt jetzt mit der wünschenswertesten Sicherheit. Am frühesten ist sie wieder bei Flemmingfixierung möglich; Abbildung 67 zeigt einen derartigen Kern, die Linienbrücken sind nicht erhalten, die Chromosomen zeigen unregelmäßige Oberfläche, als Wirkung der Fixierung. Es sind 9 Tetraden vorhanden, aber nur an einer einzigen von ihnen (rechts im Bilde) ist ein deutlicher Querspalt zu erkennen. Bei mehreren ist die Verschmelzungsstelle durch eine zum Teil sehr scharfe, winkelige Knickung gekennzeichnet, eine Erscheinung, die später zur Regel wird, die man aber sehr häufig schon jetzt beobachten kann. Eine Tetrade (links oben) zeichnet sich durch besondere Kürze aus.

Die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen, also die Konzentration des Chromatins schreitet weiterhin gleichmäßig fort. Gleichzeitig lösen sich die gegenseitigen Verschlingungen der Spalthälften, sie liegen jetzt, wenn es sich um sehr kurze Gebilde handelt, entweder parallel oder sich einmal überkreuzend beieinander, die längeren bilden noch die bekannten 8- und X-förmigen Figuren. Dabei ist die endweise Vereinigung der beiden zu einer Tetrade gehörigen Paare so fest geworden, daß ein Querspalt nie mehr nachzuweisen ist, die Pseudoreduktion ist jetzt also beendet. Wenn man die Entstehung nicht beobachtet, sondern lediglich die jetzt beschriebenen Formen zu Gesicht bekommen hätte, dann könnte man jetzt jede Tetrade für ein einziges längsgespaltenes Chromosoma halten, dessen Spalthälften sich umeinander schlingen. Wie schon erwähnt finden sich aber auch jetzt noch manchmal einzelne Paare, bei denen die Vereinigung unterblieben ist. Abbildung 68 stellt einen solchen Fall dar, die Zelle ist aus drei Schnitten rekonstruiert,

die im ersten Schnitt liegenden Elemente sind ausgezeichnet, die andern als Schatten angedeutet. Im ganzen waren 10 Chromatingerbilde vorhanden, zweifellos gehören jedoch die beiden kleinen, in der Abbildung zu unterst gelegenen, zu einer einzigen Tetrade, obwohl sie noch ziemlich weit voneinander entfernt liegen. Nur durch die Richtung ihrer Längsachse deuten sie ihre Zusammengehörigkeit an.

Zellen wie die eben beschriebenen finden sich in großer Anzahl als Beleg dafür, daß die Chromosomen in diesem Zustand ziemlich lange verweilen, bevor sie in die erste Reifungsteilung eintreten. Ich habe die Zahlenverhältnisse bei einer ganzen Reihe derartiger Zellen festgestellt, meistens, d. h. unter 3 Fällen 2mal, sind 9, sonst 10 Chromosomengruppen vorhanden. Im letzteren Falle konnten aber fast immer 2 von ihnen, so wie jetzt eben geschildert wurde, auf Grund ihrer geringen Größe und der besonderen Lage als zusammengehörig gekennzeichnet werden. Die Zahl der Tetraden können wir, wie nach ihrer Entstehungsweise ja ganz selbstverständlich ist, auf 9, also gleich der Hälfte der Normalchromosomenzahl festsetzen.

Untereinander sind die einzelnen Tetraden auch jetzt noch durch Linienbrücken verbunden, die an Dicke ständig zunehmen und dadurch an Deutlichkeit gewinnen. Bald erkennt man, daß auch sie leicht gekörnt erscheinen, ja sogar perlschnurartigen Bau zeigen können. Sie setzen allenthalben an den Chromosomen an und bewirken offenbar die gegenseitigen Lageveränderungen dieser Gebilde. Ob sie durch ihren Zug auch die endweise Vereinigung der Chromosomenpaare bedingen oder ob für diesen Vorgang andere Kräfte, die vielleicht in den Chromosomen selbst gelegen, sich unserer Beobachtung entziehen, verantwortlich zu machen sind, läßt sich nicht feststellen. Die Kernmembran ist in diesem Zeitpunkt noch deutlich darstellbar, am Protoplasma und seinen Einschlüssen haben sich keinerlei Veränderungen vollzogen. Der von O. Hertwig als Wachstumsperiode bezeichnete Abschnitt der Spermatocytenentwicklung ist mit diesem Stadium abgeschlossen, es beginnt nunmehr die erste Reifungsteilung.

Die erste Reifungsteilung.

Der Kern besitzt jetzt einen Durchmesser von 22–24 μ , die ganze Zelle einen solchen von 26–30 μ , die Größenzunahme seit

der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels ist also eine ganz unbedeutende, falls überhaupt von einer solchen gesprochen werden kann. Zweifelloos findet aber während der Prophasen der ersten Reifungsteilung noch eine Vermehrung des Protoplasma und damit eine Vergrößerung der ganzen Spermatocyte statt. Denn während unmittelbar nach dem Verschwinden der Kernmembran der Durchmesser der ganzen Zelle $30\ \mu$ kaum übersteigt, so beträgt er in den Metaphasen und Anaphasen bis zu $40\ \mu$ und darüber. Eine geringe Vergrößerung des Gesamtdurchmessers mag wohl dadurch bedingt sein, daß der kegelförmige Protoplasmazipfel, in welchem die Sphäre gelegen ist, zu Beginn der eigentlichen Mitose eingezogen wird, die Zelle besitzt dann wieder kugelige oder längsovale Form. Eine so beträchtliche Größenzunahme, wie sie jedoch während der Mitose zu beobachten ist, kann durch die Einziehung des Protoplasmas allein nicht erklärt werden, sie muß demnach auf einem tatsächlichen Zellwachstum beruhen, das sich während der Vorgänge im Zellinneren, Hand in Hand mit diesen, abspielt und so die entsprechende Kernplasmarelation bei den Tochterzellen bewirkt. Den nämlichen Vorgang konnte ich ja schon bei der Teilung der Spermatogonien im Ruhezoden beobachten, während er bei den massenhaften Spermatogonienteilungen zu Beginn der Geschlechtsperiode nicht so deutlich zu erkennen ist, ein Umstand, der wohl in erster Linie die starke Verkleinerung der Spermatogonien während dieses Zeitabschnittes erklärt.

Das erste Zeichen der beginnenden Teilung ist das Verschwinden der Kernmembran. Sie wird dünner und dünner, zerfällt schließlich wieder zuerst an der der Sphäre zunächst liegenden Stelle und kurze Zeit darauf vollständig. Mit ihr verschwinden auch die Lininfäden, welche bis dahin die einzelnen Tetraden untereinander verbunden hatten, und als Folge davon werden die Tetraden in der ganzen Zelle verteilt (Abb. 69, 70). Dabei kann man häufig beobachten, daß sich in der Mitte des Plasmaleibes eine größere Anzahl von ihnen, meist 3—5, zusammenballen und so zur Bildung sternförmiger Figuren, ähnlich wie in den Telophasen der Teilungen führen. Ob es sich dabei stets um ganz natürliche Bilder oder um Fixierungsprodukte bzw. mehr oder weniger krankhafte Erscheinungen handelt, läßt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ich glaube jedoch, daß wir es mit normalen Verhältnissen zu tun haben. Bis zur Auflösung der Kernmembran regelt das Liningerüst

die Lageverhältnisse der Tetraden, nach seinem Verschwinden aber unterliegen sie offenbar keinem richtenden Einfluß mehr, solange bis sich die Spindelfasern an ihnen ansetzen und durch ihren Zug die gegenseitige Lage bestimmen. In dem kurzen, zwischen den beiden Perioden liegenden Abschnitt kommt es nun offenbar häufig zu außergewöhnlichen Lageverhältnissen, die von irgendwelchen uns noch unbekannten Verhältnissen abhängig sind. Jedenfalls können wir in dieser Zeit keinerlei Bildungen beobachten, welche irgendeinen lagebestimmenden Einfluß auf die Tetraden ausüben. Die nämlichen Vorgänge lassen sich übrigens auch bei den Spermatogonienteilungen beobachten, nur nicht in gleich schöner Ausbildung wie hier. Das Protoplasma zeigt während dieser Zeit netzigen Bau, die einzelnen Fasern des Netzes lassen deutlich eine Zusammensetzung aus feinen Körnern erkennen. Die Centriolen liegen nahe beieinander, die Sphärenmembran ist verschwunden, einzelne Spindelfasern sind zu erkennen, sehr deutlich sichtbar sind die Randstrahlen.

In der Folgezeit rücken die Centriolen rasch auseinander, die Strahlung wird deutlicher (Abb. 71), am schönsten darstellbar sind aber die Randstrahlen, während die eigentlichen Spindelfasern kaum zu erkennen sind. Während der Zelleib nun die oben erwähnte Vergrößerung erfährt, werden die Tetraden in der einen Hälfte der Zelle zusammengedrängt, die Centriolen liegen zuerst in der Mitte und rücken dann, gleichzeitig sich voneinander entfernend, in die andere Hälfte der Zelle. Nunmehr heften sich die Strahlen an den chromatischen Gebilden an und unter ihrem Zug geht die folgende Verlagerung vor sich (Abb. 72).

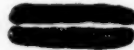
Mit dem weiteren Auseinanderrücken gelangen die Centriolen an die beiden Zellpole, durch den Zug der Fasern werden die Tetraden zwischen sie gelagert und in den Mutterstern eingeordnet. Bis zu diesem Zeitpunkt sind aber auch noch wichtige Veränderungen an den Chromosomen selbst vorgegangen, deren Beschreibung uns zunächst obliegt. Das Chromatin hat sich weiterhin konzentriert, gleichzeitig sind die gegenseitigen Ueberkreuzungen der beiden Spalthälften der Chromosomen aufgehoben, die beiden Längshälften liegen nunmehr stets parallel zueinander. Hand in Hand damit wird die winkelige Knickung an der Vereinigungsstelle der Chromosomenpaare, die schon vorher in vielen Fällen mehr oder weniger deutlich ausgebildet war (Abb. 70), stärker und stärker, bis schließlich der Winkel 60° und darunter beträgt (Abb. 71, 73, 74). Bei günstiger

Lagerung und entsprechender Fixierung und Färbung kann man jetzt neuerdings den Querspalt in den Tetraden erkennen (Abb. 70, 74). Natürlich kommt diese Winkelstellung nur dann voll zur Geltung, wenn die Ebene des Winkels mit der Schnittebene zusammenfällt. Die Erscheinung ist um so undeutlicher zu sehen, je kleiner der Winkel ist, den die beiden Ebenen miteinander bilden, und kommt überhaupt nicht zur Anschauung, wenn die Winklebene senkrecht auf die Schnittebene steht.

Hat die Konzentration des Chromatins ihren Höhepunkt erreicht, dann ist jegliche Ueberkreuzung und Verschlingung der Chromosomenlängshälften verschwunden, diese liegen vollkommen parallel zueinander. Das Bild, welches eine Tetrade in diesem Zustand bietet, ist vollkommen abhängig von der Schnittrichtung. Liegt die Winklebene in der Schnittebene, dann kommt die Knickung und mit ihr der Querspalt deutlich zur Anschauung, das Bild ist also schematisiert, so wie es die beifolgende Textabbildung 2



Textabb. 2.



Textabb. 3.

darstellt (Abb. 71). Steht aber die Winklebene senkrecht zur Schnittebene, dann erscheint die Tetrade als geradegestrecktes Gebilde, der Querspalt ist nicht oder nur undeutlich zu erkennen, umso deutlicher aber der Längsspalt und es bietet sich dann ein Bild, wie es Textabbildung 3 wiedergibt (Abb. 72 Mitte). Meist kann man jetzt auch erkennen, daß an der Stelle der endweisen Vereinigung der beiden Chromosomen bzw. ihrer Spalthälften eine leichte Verdickung auftritt (Abb. 72). Zumeist nehmen jedoch die Tetraden eine Lage ein, die ein Mittelding zwischen den beiden eben beschriebenen Extremen bildet, es kommt dann sowohl die Knickung als auch der Längsspalt zur Anschauung, dieser letztere allerdings nur unvollkommen (Abb. 74).

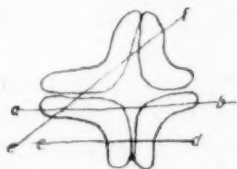
Jetzt können wir also an jeder Tetrade einen Querspalt unterscheiden, der die Vereinigungsstelle der beiden Chromosomen kennzeichnet und einen Längsspalt, welcher die Längshälften jedes Chromosoma voneinander trennt und für je zwei konjugierte Chromosomenpaare in einer Ebene liegt. Zunächst erscheint der Querspalt

sehr klein und schmal, der Längsspalt aber sehr lang und deutlich. Das Einrücken der Vierergruppen in den Äquator der ersten Richtungsspindel erfolgt nun stets in der Art und Weise, daß sich der Längsspalt in die Äquatorialebene einstellt, der Querspalt aber senkrecht zu ihr, also in der Richtung der Spindelfasern. In der Seitenansicht der Spindel ist dabei von der winkligen Knickung der Tetraden nichts zu beobachten (Abb. 72), sie kommt nur in der Polansicht zur Geltung (Abb. 73—77). Hier zeigt es sich deutlich, daß eine Gesetzmäßigkeit in bezug auf die Lage besteht, die wir schon von somatischen Mitosen her kennen, indem nämlich die Spitze des Tetradenwinkels stets zentralwärts, gegen die Symmetrieachse der Spindel zu gewendet ist, die beiden Schenkel aber, also die freien Enden der Tetraden gegen die Zelloberfläche. Die Deutlichkeit, in der sich diese Vorgänge zeigen, ist im großen und ganzen unabhängig von der Konservierungsart, sie kommen jedoch am schönsten in allen Einzelheiten bei Flemmingfixierung zur Geltung. Fast niemals bieten jetzt aber zwei Tetraden in einer Zelle das nämliche Bild. Denn ganz abgesehen von der verschiedenen Größe ist auch ihr Entwicklungszustand ein ganz verschiedener.

In der ersten Reifungsteilung werden dann die beiden durch Längsspaltung entstandenen Hälften einer Tetrade voneinander getrennt, während die endweise vereinigten Teile beieinander bleiben, also auf die gleiche Tochterzelle gelangen. Während dieses Vorganges verändern die Vierergruppen ihre Form sehr beträchtlich. Allem Anschein nach setzen die Spindelfasern, durch deren Zug die Trennung erfolgt, lediglich an den zentralen, vereinigten Enden der Chromosomen an und ziehen diese zunächst auseinander. Als Folge dieses Vorganges wird der Längsspalt in den Vierergruppen verkürzt, der Querspalt aber verlängert und es entstehen so kreuz- und rautenförmige Bilder, die besonders schön in der Seitenansicht der Spindel zu beobachten sind (Abb. 81 Mitte). Bei bestimmter Seitenansicht (Abb. 79 rechts und links), d. h. wenn die Spalten nicht in der Schnittebene liegen, bieten die Vierergruppen jetzt T-förmige Bilder, der Querstrich des T wird dabei durch die auseinandergezogenen konjugierten Enden der Chromosomen gebildet. Auf Schnitten, welche die Spindel in der Polansicht zeigen, kommt die Form der Tetraden jetzt nur mehr an ganz günstigen Stellen richtig zur Geltung, es macht sich dabei der Umstand unangenehm bemerkbar, daß niemals alle Vierergruppen in einer Ebene liegen,

sondern stets ganz verschieden von den Polen der Zelle entfernt sind. Das Schnittbild ist daher ein ganz anderes, je nachdem in welcher Höhe es die Tetrade trifft.

Textabbildung 4 gibt eine Vierergruppe in diesem Zustand in stark vergrößertem Maße schematisch wieder. Bei einem Schnitt durch diese in der Richtung a—b kommt die Winkelknickung zur Geltung, die Tetrade erscheint, wie es Abbildung 5 wiedergibt, in zwei getrennten Stücken. Ein Schnitt in der Richtung c—d wird ein Bild liefern, wie es Abbildung 6 wiedergibt, auf dem deutlich zum Ausdruck kommt, daß der Querschnitt jeder Chromosomenhälfte längs-oval, fast rechteckig ist. Von der Knickung ist in diesem Tetradenteil nichts mehr zu bemerken. Es kann aber auch der Fall eintreten, der durch die Linie e—f angedeutet ist, daß nämlich die Tetrade schief in der Schnittebene liegt, dann zeigt sie ein



Textabb. 4.



Textabb. 5.



Textabb. 6.



Textabb. 7.

Bild, wie es Abbildung 7 darstellt, es erscheinen drei getrennt voneinanderliegende Chromatinbrocken. Die eben geschilderten Verhältnisse erklären es, daß ein Schnitt senkrecht zur Symmetrieachse der Spindel der ersten Reifungsteilung nur unübersichtliche Bilder liefert (Abb. 73—77). Die Tetraden zeigen die verschiedensten Lagen, meist finden sich nur vereinzelte Chromatinklumpen in mehr oder weniger großer Anzahl, deren Zusammengehörigkeit sich nicht mehr feststellen läßt, da bei der dichten Lagerung der Vierergruppen das Rekonstruktionsverfahren versagt. Schrägschnitte durch die Spindel zeigen zwar die Form einzelner Tetraden recht deutlich (Abb. 78), geben jedoch keinen sicheren Aufschluß über ihre Zahl. Dagegen gelingt es sehr leicht bei genau in der Richtung der Symmetrieachse geschnittenen Zellen durch Rekonstruktion die Zahl der Chromatinelemente, die nach wie vor 9 beträgt, festzustellen. In ganz vereinzelt Fällen findet man aber auch jetzt noch 10 Chromatingruppen, stets liegt dann ein besonders kleines

Gebilde noch außerhalb der Spindel (Abb. 78, 79). Ob es sich dabei um abnorme Zustände oder um eine sehr stark verspätete Konjugation einzelner Chromosomen handelt, vermag ich nicht zu entscheiden.

Während des weiteren Ablaufes der Mitose gewinnen die Kernbilder wieder an Uebersichtlichkeit (Abb. 80 ff.). Die Spalthälften der Tetraden rücken weiter auseinander, dauernd erfolgt dabei aber der Zug der Spindelfasern nur an den beiden konjugierten Enden der Chromosomen und nur diese nähern sich zunächst den Polen und ziehen selbstverständlich die übrigen Teile nach sich. Dadurch verändern die Vierergruppen ihre Gestalt fortdauernd. Der ursprüngliche Längsspalt wird kürzer und kürzer und in gleichem Maße verlängert sich der Querspalt. Schließlich liegen die anfangs endweise vereinigten Spalthälften je zweier Chromosomen voll-



Textabb. 8.

kommen parallel und berühren sich nur an einem freien Ende. Dadurch kommt es zur Ausbildung von ring- oder besser gesagt ösenförmigen Figuren (Abb. 82, 83). Sehr deutlich tritt dabei die Tatsache in Erscheinung, daß die beiden konjugierten Chromosomenpaare ungleich lang sind, denn bei dem endgültigen Auseinanderücken bleibt die eine Seite der Oese meist länger zusammenhängen als die andere (Abb. 82).

Der ganze etwas verwickelte Vorgang läßt sich am besten an Hand von schematischen Zeichnungen erörtern, wie sie Textabbildung 8 wiedergibt. a zeigt zwei etwa gleich große längsgespaltene Chromosomen vor der endweisen Aneinanderlagerung, die beiden Spalthälften sind jeweils mehrfach umeinander geschlungen. b läßt die winkelige Stellung nach vollzogener Vereinigung erkennen, gleichzeitig die hochgradige Konzentration des Chromatins. c zeigt den Zustand beim Eintritt in die Aequatorialplatte und zwar die obere Skizze, wie auch in den folgenden Bildern, jeweils in der Seiten-

ansicht der Spindel, die untere in der Polansicht. In der ersteren ist die Parallelstellung der Spalthälften und der deutliche Längsspalt, im Gegensatz zu dem kleinen kaum angedeuteten Querspalt zu erkennen, in der letzteren lediglich die winkelige Knickung, welche den Ort des Querspaltcs angibt. d zeigt den Beginn des Auseinanderrückens, die Bildung einer rautenförmigen Figur, in Polansicht ist das Bild ähnlich wie bei c. e und f geben den weiteren Verlauf des Vorganges wieder, die Verlagerung der vier Einzelteile der Tetrade, welche eine weitere Verlängerung des Quer- und Verkürzung des Längsspaltcs bis zu dessen völligem Verschwinden zur Folge hat. g zeigt eine ösenförmige Figur, welche die verschiedene Länge der konjugierten Chromosomen zur Anschauung bringt, die rechts gelegenen längeren Spalthälften liegen noch auf eine größere Strecke hin parallel, während die links gelegenen kürzeren sich nur noch mit den Enden berühren. h zeigt die vollzogene Trennung.

Die beiden auf die Tochterzellen auseinanderrückenden Längshälften der Tetraden stellen nunmehr stets U-förmige Gebilde dar, welche aus 2 nunmehr parallel gelagerten Spalthälften der beiden endweise vereinigten Chromosomen bestehen. Dabei vollzieht sich die Teilung an allen Vierergruppen einer Zelle niemals vollkommen synchron, sondern die größeren benötigen für diesen Vorgang längere Zeit als die kleineren. Dementsprechend sieht man in den Metaphasen der ersten Reifungsteilung stets Bilder, wie sie Abbildung 83 und 84 wiedergeben, in denen nur noch vereinzelt Tetraden zusammenhängen und ösenförmige Figuren bilden, während im übrigen die Verteilung der Chromosomen schon vollzogen ist.

Im Verlaufe der ersten Reifungsteilung wickeln sich also zwei Vorgänge gleichzeitig nebeneinander ab, nämlich

1. die Trennung der durch Längsspalt geschiedenen Längshälften jeder Vierergruppe und ihre Verteilung auf die Tochterzellen und
2. die Parallellagerung der beiden vorher endweise vereinigten Teile jeder Längshälfte.

Dabei sind die beiden Teile der Vierergruppe, welche auf die beiden Tochterzellen gelangen, vollkommen gleichwertig und gleichgroß, sie sind ja durch Halbierung zweier Chromosomen entstanden. Dagegen sind die beiden Querhälften, die früher nur endweise ver-

einigt, sich während der Diakinese nebeneinander legen, in Bezug auf ihre Länge verschieden.

An jedem Pol der Spermatocyte befinden sich jetzt also 9 hufeisenförmige Chromatingebilde, deren jedes aus zwei stäbchenförmigen Einzelementen besteht, die mit einem Ende aneinander gelagert sind. Diese Vereinigungsstelle ist gegen das Centriol zu gerichtet, während die freien Enden gegen die Peripherie sehen. Häufig ist an den Chromosomen jetzt die Andeutung eines sekundären Längsspalt zu erkennen. Die endweise Vereinigung bleibt jedoch nicht lange bestehen, bald ist zwischen den beiden Teilen der Querspalt, der bei Flemmingfixierung niemals vollkommen verschwindet, wieder deutlich zu erkennen und es befinden sich dann im Tochterstern 18 Einzelchromosomen, die alle in der Art von Radspeichen angeordnet sind. Ihre Zählung gelingt jetzt meist unschwer, da sie jedoch ziemlich dicht beieinander liegen, so ist es nicht möglich auf einem Bilde alle klar zur Darstellung zu bringen, denn einige verdecken sich immer gegenseitig (Abb. 85).

Bald jedoch rücken die Chromosomen in den Tochtersternen dicht aneinander, so daß die Uebersichtlichkeit des Bildes verloren geht, das gegenseitige Lageverhältnis bleibt jedoch erhalten (Abb. 86). Es erscheinen dann sternförmige Bilder, wie sie Abbildung 87 darstellt. Dieses Zusammenrücken erhält sich längere Zeit, während dessen erfolgt die Abschnürung der beiden Tochterzellen voneinander. Dabei kommt es zur Ausbildung eines sehr deutlichen Zwischenkörpers, die Chromatinklumpen, die vorher ganz dicht an der Oberfläche gelegen sind, rücken nun wieder mehr zentralwärts und kommen so in die Mitte der Tochterzellen zu liegen (Abb. 87). Nunmehr rücken die Chromosomen wieder auseinander, gleichzeitig erfolgt eine Auflockerung des Chromatins, so daß die einzelnen Chromosomen länger und dünner erscheinen. Ihre Oberfläche ist rau und zeigt vereinzelte zackige und höckerige Vorsprünge, zwischen ihnen spannen sich feine Linienbrücken aus, sonst ist die Lagerung im großen und ganzen noch dieselbe wie vor der Verklumpung (Abb. 88, 89). Das Zentriol verändert nunmehr seine Lage, oft tritt schon jetzt seine Spaltung ein. Der Zwischenkörper ist sehr deutlich darstellbar und zeigt in Zellen, die mittels der Eisen-hämatoxylinmethode gefärbt sind öfters lanzettähnliche Form, indem vom eigentlichen Zwischenkörper feine, lange Spitzen in die

beiden Tochterzellen ragen. Es sind dies offenbar die Reste der Spindelfasern, welche mit Farbniederschlägen bedeckt sind.

Die Praespermatiden.

Während die Auflockerung des Chromatins fortschreitet, verlagern sich die Chromosomen unter dem Zug der Lininfasern etwas gegeneinander, die kürzeren von ihnen kommen mehr in die Mitte des Kernes zu liegen, die längeren aber an die Randpartien, sie zeigen jetzt häufig hufeisenförmige Gestalt, haben also eine Krümmung erfahren. In diesem Falle liegen meistens die freien Enden gegen die Kernoberfläche zu, die Krümmung aber gegen die Kernmitte. Nur in seltenen Fällen kann man das umgekehrte Lageverhältnis beobachten (Abb. 90). Bei geeigneter Schnittrichtung, welche die Kerne in der Polansicht darstellt, gelingt es auch jetzt noch häufig die einzelnen Chromosomen zu isolieren und ihre Zahl nachzuprüfen. Abbildung 91 zeigt einen derartigen besonders günstig gelagerten Kern, an welchem deutlich die 18 durch Lininbrücken verbundenen Chromosomen zu erkennen sind. Sie erscheinen hier sehr kurz und dick, da sie alle fast senkrecht⁴ zur Schnittebene liegen und deshalb in starker Verkürzung wiedergegeben sind. Bei einem Vergleich mit der Seitenansicht des Kernes in diesem Zustand (Abb. 89) wird dieses Verhalten sofort klar.

Während sich die vollständige Abschnürung der beiden Tochterzellen vollendet, wird die Kernmembran gebildet. Das Protoplasma zeigt nach wie vor den gleichen netzigen Bau, das Centriol hat sich nunmehr stets in jeder Tochterzelle geteilt, eine Sphäre ist meist nicht darstellbar, nur in ganz seltenen Fällen findet man Bilder wie sie Abbildung 92 wiedergibt, eine umschriebene, gegen das übrige Protoplasma nicht ganz scharf abgesetzte Zone, die aus feinen Körnchen besteht und sich dem Kern halbmondförmig anlegt. Die Chromosomen strecken sich noch mehr in die Länge und erfahren eine weitere Auflockerung.

Später erfolgt dann eine Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden, durch diesen Vorgang entziehen sich die einzelnen Chromosomen nach und nach der Beobachtung (Abb. 92, 93). Anfangs sind sie noch als größere, unregelmäßige Klumpen zu erkennen, dann aber verteilt sich auch das Chromatin dieser Gebilde noch in feinen Klumpen auf die Fäden und es kommt zur Ausbildung rich-

tiger Ruhekerne (Abb. 94). Diese zeigen deutliche Membran, im Inneren klaren Kernsaft und sehr deutliches Liningerüst, dem das Chromatin in einzelnen groben Brocken angelagert ist. Größere Chromatinanhäufungen, Nukleolen oder sonstige besondere Kerneinschlüsse finden sich niemals. Meistens sind jedoch auch in diesen Ruhekernen die Lagestellen der einzelnen Chromosomen angedeutet, da die Chromatinklumpen meist in umschriebenen Gruppen beieinander liegen (Abb. 94). Nur äußerst selten kann man Kerne beobachten, die fast ganz gleichmäßigen Bau zeigen, in denen also jeder Nachweis der früheren Einzelchromosomen so gut wie unmöglich ist (Abb. 95). Doch auch hier deutet immer die noch etwas dichtere Lagerung der Chromatinklumpen an einzelnen Stellen an, daß es sich nicht um ein ganz gleichmäßig gebautes Gebilde handelt, sondern nur um eine bestimmte Vereinigung der Chromosomen.

Die ganzen Prä spermatiden zeigen in diesem Zustand die mannigfaltigsten Formen, auf welche auch hier der von den Nachbarorganen ausgeübte Druck den hauptsächlichsten Einfluß besitzt. Häufig sind sie kugelförmig, häufig aber auch länglich oder kegelförmig, wie die Spermatocyten nach der Wachstumsperiode. Der Kern ist stets kugelförmig. Die Sphäre ist von den oben erwähnten wenigen Ausnahmen abgesehen nicht darstellbar, die beiden Centriolen scheinen unmittelbar im Protoplasma zu liegen, ihre Umgebung unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen Abschnitten des Zelleibes. Die beiden Centriolen zeigen fast durchwegs kreisrunde, punktförmige Gestalt und keinerlei Besonderheiten in bezug auf ihr gegenseitiges Lageverhältnis. Falls der den Kern umgebende Plasmasaum allenthalben gleich breit ist, so liegen die Centriolen wechselnd, bald näher dem Kern, bald näher der Zelloberfläche, falls jedoch das Plasma an einer Stelle etwas ausgezogen erscheint, dann finden sie sich stets in diesem Bezirk.

Der Durchmesser des Kernes der Prä spermatiden beträgt 18 bis 20 μ , der der ganzen Zelle 22—25 μ , gegebenenfalls an einzelnen Stellen etwas mehr, je nach der Form des betreffenden Gebildes. Ganz abgesehen vom Bau des Kernes schließt, wie ich gleich hier bemerken möchte, schon einzig und allein die topographische Lage dieser Zellen im Hoden zwischen den beiden Reifungsteilungen eine Verwechslung mit irgendwelchen Formen der Spermatocyten vollkommen aus, von den Spermatiden unterscheidet sie neben anderen Merkmalen die im Vergleich mit diesen recht beträchtliche Größe.

Die zweite Reifungsteilung.

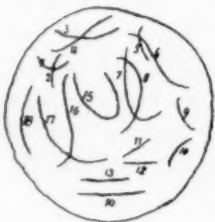
Der Ruhezustand der Präspmatiden, falls von einer wirklichen Ruhe überhaupt gesprochen werden kann, dauert nur äußerst kurz, unmittelbar nach der Verteilung auf die Lininfäden sammelt sich das Chromatin wieder in den bestimmten Bezirken an, und auf dem umgekehrten Wege wie sie ehemals der Beobachtung entschwunden sind, erscheinen die Chromosomen jetzt wieder, zunächst als grobe Klumpen mit höckeriger Oberfläche, die sich dann bald zu langen Fäden umgestalten. (Abb. 96, 97). Die Lininbrücken sind deutlich zu erkennen, die Kernmembran bleibt in der gleichen Weise erhalten. Nach ganz kurzer Zeit, wie die geringe Zahl der Zellen vom beschriebenen Bau beweist, zeigen die Präspmatiden dann wieder das nämliche Bild, wie unmittelbar nach Beendigung der ersten Reifungsteilung, nämlich großen, blasigen Kern, in dem die Chromosomen entweder als lange, U-förmig gebogene Gebilde an der Peripherie oder als kurze Stäbchen in der Mitte liegen. Untereinander sind sie von sehr verschiedener Größe, ihre Zahl läßt sich wegen der dichten Lagerung noch nicht mit Sicherheit ermitteln, sie beträgt jedoch wie nach dem Verschwinden der Kernmembran deutlich zu erkennen ist 18, ist also wieder gleich der Normalzahl der Chromosomen. In bezug auf die Zahl hat also während der Kernrekonstruktion der Präspmatiden keine Veränderung stattgefunden. Auch in bezug auf die Lage bieten die Chromosomen jetzt das nämliche Bild wie vorher, an der Kernoberfläche finden sich meist winkelig gebogene Schleifen, mit der Konvexität nach innen, den freien Enden nach außen gerichtet (besonders Abb. 99). Sie entstehen unmittelbar aus dem Gerüst des Kernes, ohne Ausbildung eines Monospirems. Direkt beweisen läßt sich jedoch bei der großen Anzahl von Einzelementen und dem dadurch bedingten Bau des Kernes die Kontinuität der Chromosomen nicht, obwohl an ihrem Bestehen, wie schon die gleiche Zahl, gleiche Größe und ebenso die gleiche Lage und die Art des Verschwindens und Wiedererscheinens beweist, nicht der geringste Zweifel bestehen kann. Während der Kernrekonstruktion hat eben nur eine Auflockerung derjenigen Substanz stattgefunden, die wir als Chromatin darstellen und bezeichnen, ähnlich wie wir sie in den Endstadien des polargerichteten Knäuels beobachten können und noch schöner in den mit reichlichem Nahrungsdotter beladenen Eiern vieler Tiere, wo

auch im Stadium der höchsten Ausbildung der Lampenzylinderputzerformen oft eine genaue Abgrenzung der Chromosomen gegeneinander lange Zeit hindurch nicht gut möglich ist und die Individualität dieser Gebilde erst wieder nach dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer deutlich zutage tritt.

Unmittelbar nach der vollendeten Konzentration des Chromatins auf die Einzelchromosomen zerfällt die Kernmembran, die Linienbrücken verschwinden und die Chromosomen verteilen sich im ganzen Leib der Präspematide. In diesem Zustand gelingt die Feststellung ihrer Zahl sehr leicht, am besten wieder aus den schon oft erörterten Gründen nach Flemmingfixierung (Abb. 100, 101). Sie beträgt wie schon erwähnt 18. Die beträchtlichen Unterschiede in der Länge und Form treten auch hier wieder deutlich zutage, es lassen sich jedoch auch noch einige Besonderheiten in Hinsicht auf die gegenseitige Lagerung feststellen, die nun zunächst besprochen werden sollen. An allen Zellen in diesem Entwicklungszustand kann man nämlich deutlich erkennen, daß die Chromosomen paarweise angeordnet sind, das heißt, daß ebenso wie in den Telophasen der ersten Reifungsteilung je zwei von ihnen durch ihre Lage deutlich ihre Zusammengehörigkeit und für den, der die vorhergehende Entwicklung kennt auch ihre Entstehung aus einer Tetrade dartuen.

Meist liegen die beiden Chromosomen mehr oder weniger parallel zueinander, der gegenseitige Abstand ist verschieden, zum Teil sicherlich auch durch die Fixierung und die durch sie bedingte Schrumpfung beeinflusst, er beträgt $\frac{1}{2}$ —2 Chromosomenbreiten. Häufig kommen dabei als Folge der leichten Krümmung der beiden Teilhälften Ueberkreuzungen vor, wodurch x-förmige Figuren entstehen. Diese unterscheiden sich jedoch grundlegend von den ähnlichen Gebilden vor der ersten Reifungsteilung dadurch, daß dort die beiden aus einem Chromosoma entstehenden Teilhälften sich an den Kreuzungsstellen berühren und stets gleich lang sind, hier aber liegen die meist ungleichgroßen Einzelchromosomen, die ja nicht durch Längsspaltung eines Gebildes, sondern durch Lageveränderung zweier ehemals nur endweise vereinigter Stücke entstanden sind, stets vollkommen isoliert, eine Berührung kommt niemals vor. Die zum Teil recht erheblichen Unterschiede in der Länge der beiden zueinandergehörigen Chromosomen treten bei dieser Lagerung sehr deutlich zutage.

In Ausnahmefällen, d. h. meistens dann, wenn das eine der beiden Chromosomen oder alle beide sehr kurz sind, kann aber auch jetzt noch eine Lagerung hintereinander beobachtet werden, also in der gleichen Anordnung wie in der Vierergruppe selbst unmittelbar nach ihrer Entstehung. Offenbar handelt es sich hierbei um rein mechanische Verhältnisse, bei denen die Größe und Form der Gebilde die hauptsächlichste Rolle spielt. Abbildung 100 und 101 zeigen derartige mit Flemming fixierte Zellen, die aus je zwei Schnitten rekonstruiert sind. Textabbildung 9 gibt rein schematisch die Lagerung von Abbildung 100 wieder, die Chromosomen sind fortlaufende nummeriert und je zwei aufeinanderfolgende Zahlen bezeichnen die beiden Einzelindividuen eines Paares. Von den 9 Paaren liegen die beiden zusammengehörigen Chromosomen stets



Textabb. 9.

Schema zu Abb. Nr. 100 Tafel XII.



Textabb. 10.

Schema zu Abb. 101 Tafel XII.

nebeneinander, nur Nr. 9 und 10 schräg hintereinander. In der Skizze erscheint es merkwürdig, daß Chromosoma Nr. 17 zu Nr. 18 und nicht zu Nr. 16 gerechnet wird, dies hat jedoch seinen Grund darin, daß Nr. 17 in weitem Bogen in die Tiefe verläuft und obwohl es sich im Schnittbild mit Nr. 16 kreuzt doch viel weiter von diesem entfernt liegt als von Nr. 18. Dagegen erscheint im Schnitt selbst die Zusammengehörigkeit von Nr. 15 und 16 unzweifelhaft.

Der in Abbildung 101 wiedergegebene Kern liegt in den obersten Schichten des Hodens, die Folgen der Flemmingfixierung sind an ihm besonders deutlich zu erkennen. Dementsprechend sind die Chromosomen stark geschrumpft, was in diesem Fall wieder die Uebersichtlichkeit des Bildes sehr erhöht. Textabbildung Nr. 10 gibt das Schema wieder, die Chromosomen sind in der gleichen Weise wie bei Textabbildung 9 fortlaufend nummeriert. Auch hier liegen die beiden Einzelindividuen jeden Paares nebeneinander und nur

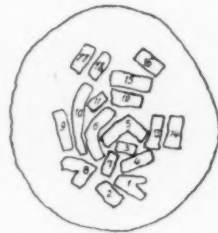
Nr. 1 und 2 hintereinander, dabei ist Nr. 1 ein auffallend kleines Gebilde ¹⁾. In Kernen die mit anderen Flüssigkeiten konserviert wurden, ist die Uebersichtlichkeit unmittelbar nach dem Verschwinden der Kernmembran noch keine so große. Abbildung 102 zeigt eine mit Sublimateisessig fixierte Zelle, bei der von der Kernmembran selbst keine Spur mehr zu erkennen ist, dagegen sind die Lininbrücken noch vorhanden. Deutlich macht sich ein Unterschied im Bau der ursprünglichen Kernregion gegenüber der Plasmazone geltend, obwohl gewisse Zerfallerscheinungen an den Lininbrücken nicht zu verkennen sind. Auch hier merkt man ganz augenfällig die paarweise Anordnung der Chromosomen, ein besonders klares Bild findet sich in der Mitte des Kernes, wo sich die beiden Einzelgebilde fast zu berühren scheinen. Die Chromosomen sind im großen und ganzen gerade gestreckt, nur drei zeigen deutlich hufeisenförmige Gestalt.

Die zweite Reifungsteilung unterscheidet sich also von vornherein grundlegend von der ersten und auch von allen Spermatogonienteilungen und somatischen Mitosen dadurch, daß die Chromosomen ohne Zwischenschaltung eines kontinuierlichen Fadens isoliert im Kerne entstehen und zwar, soweit sich dies bei der großen Anzahl der vorhandenen Einzelelemente mit Sicherheit beurteilen läßt, in der nämlichen Lage und Anordnung die sie ehemals einnahmen. Es findet ja auch bei den Präspmatiden keine Ruhekernebildung in dem Sinn statt wie sonst zwischen zwei Teilungen, daß jegliche Spur der Chromosomen verwischt ist, diese bleiben vielmehr fast stets noch mehr oder weniger deutlich nachweisbar. Dementsprechend vollzieht sich auch ihr Wiedererscheinen äußerst rasch. Zweifellos sind die Chromosomen der zweiten Reifungsteilung in jeder Beziehung die nämlichen Gebilde wie in den Telophasen der ersten Teilung und wir dürfen wohl auch annehmen, daß die nämlichen Chromosomenhälften, welche sich durch die Konjugation in den Tetraden vereinigt hatten, jetzt noch paarweise beieinander liegen.

¹⁾ Die ungleiche Größe und Lagerung der Chromosomen in Abbildung 100 und 101 (Textabbildung 9 und 10) ist durch die verschiedene Schnittrichtung bedingt, welche die beiden Zellen in ganz verschiedener Ansicht darstellt.

Nach dem Verschwinden der Kernmembran bleibt die Verteilung der Chromosomen in der ganzen Zelle nicht lange bestehen, sie rücken vielmehr bald wieder auf einen kleinen Raum in der Mitte der Präspmatide zusammen, geleitet vom Zug der Spindelfasern. Vorher schon erfolgte das Auseinanderrücken der beiden Centriolen auf die beiden Pole. Während dieses Vorganges erfährt das Chromatin abermals eine Konzentration, die Chromosomen verkürzen und verdicken sich wieder in der oft beschriebenen Weise, es tritt an ihnen jedoch kein Längsspalt auf, niemals, mittels keiner Konservierungs- oder Färbemethode ist ein solcher jetzt noch festzustellen. Wie auch die weiteren Vorgänge deutlich zeigen, unterbleibt in der zweiten Teilung die Längsspaltung der Chromosomen.

Die Kernbilder sind nunmehr so übersichtlich geworden, daß Feststellungen der Zahl und der Lage häufig sogar in einem einzigen günstig gelegenen Schnitt gelingen, besonders dann wenn die Schnittrichtung senkrecht zur Symmetrieachse der Spindel liegt. Sehr schön kommt jetzt stets die paarige Anordnung zur Geltung. Abbildung 103 zeigt eine Präspmatide in diesem Stadium, das Schema ist in Textabbildung 11 wiedergegeben, in ihm sind wieder die Chromosomen in der oben beschriebenen Weise fortlaufend



Textabb. 11.

Schema zu Abb. 103
Tafel XII.

numeriert. Auch hier liegen die Einzelindividuen jedes Paares parallel nebeneinander nur Nr. 11 und 12 hintereinander, die beiden Gebilde Nr. 7 und 8 zeigen auch eine gewisse Besonderheit in ihrer Anordnung, ihre Zusammengehörigkeit, die im Schema nicht so deutlich zum Ausdruck kommt ist im Schnitt zweifellos zu erkennen, sie ergibt sich auch aus der Zusammengehörigkeit der übrigen Chromosomen die alle zu Paaren vereinigt sind, so daß nur die beiden erwähnten übrig bleiben.

Noch klarer liegen die Verhältnisse in der in Abbildung 104 wiedergegebenen Äquatorialplatte, die einem 15 μ dicken Schnitt entstammt in dem alle Chromosomen lagen. Das Schema gibt Textabbildung 12 wieder. Die Einzelgebilde der neun Paare liegen durchweg parallel, nur Nr. 13 und 14 hintereinander. Wie in der

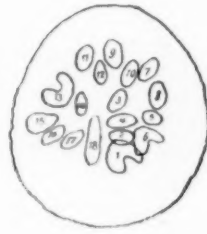
vorigen Zelle (Abb. 102), so finden sich auch hier drei hufeisenförmige Chromosomen (7, 10, 15), welche die typische Einstellung in der Äquatorialplatte zeigen. Ihre „Schwesterchromosomen“ sind durchwegs viel kürzer und liegen jeweils an der Konvexität gegen das Innere des Kernes zu. Wie in diesen beiden Zellen, so finden sich überhaupt in jeder Präspmatide vor der zweiten Reifungsteilung drei hufeisenförmige Chromosomen.

Nicht ganz so übersichtlich, weil sich die Chromosomen besonders in der rechten Seite der Abbildung zum Teil gegenseitig überdecken, liegen die Verhältnisse in der Zelle, die in Abbildung 105 wiedergegeben ist. Textabbildung 13 stellt das Schema dar und zeigt eine der möglichen Kombinationen. Vollkommen klar ist hier die Zusammengehörigkeit nur bei einigen Paaren. Infolge der dichten



Textabb. 12.

Schema zu Abb. 104 Tafel XII.



Textabb. 13.

Schema zu Abb. 105 Tafel XII.

Lagerung sind bei allen übrigen auch andere Kombinationen möglich, sie alle aufzuzählen halte ich für überflüssig, da es ja an Hand der Skizze leicht ist sie sich auszudenken.

Noch unübersichtlicher werden die Bilder in der Folgezeit, wo die Chromosomen in der Äquatorialplatte mehr und mehr gegen die Mitte der Zellen zusammenrücken. Sie liegen nun häufig so eng, daß es nicht mehr gelingt die Einzelgebilde zu isolieren, meistens befinden sich 2, häufig aber 4 und noch mehr in einem Klumpen vereinigt. Wendet man, um klarere Verhältnisse zu schaffen, jetzt aber dünnere Schnitte an, so findet man in ihnen häufig 20, ja noch mehr einzelne Chromatinstücke, als Folge davon, daß ein hufeisenförmiges Chromosom zweigeteilt ist und die Verbindungsbrücke in einem anderen Schnitte liegt. Das Rekonstruktionsverfahren klärt über diese Täuschung sofort auf. An übersichtlichen Stellen

läßt sich auch jetzt noch die typische Parallellagerung nachweisen. Jedoch ist der trennende Spalt später in der Polansicht niemals mehr zu erkennen, dagegen umso deutlicher bei schief und besonders senkrecht in der Symmetrieachse getroffenen Spindeln (Abb. 108, 109).

Das Einrücken der Chromosomenpaare in den Äquator der zweiten Reifungsteilung erfolgt stets in der Art, daß der ein Chromosomenpaar trennende Spalt sich in der Äquatorebene einstellt. Bei Parallellagerung liegen demnach die Chromosomen parallel zur Äquatorebene, in den seltenen Fällen der Hintereinanderlagerung aber senkrecht zu ihr. Die letztere Erscheinung findet man in jeder Zelle höchstens einmal (Abb. 110 Mitte). Der Gesamtdurchmesser der Präspmatiden beträgt jetzt etwa 23—25 μ , bei ihnen hat also während der Prophase der Teilung, wenn überhaupt, so eine im Verhältnis zur ersten Reifungsteilung nur ganz geringe Größenzunahme stattgefunden, die Verschiedenheiten gegenüber den Ruhepräspmatiden liegen im Bereich der individuellen Schwankungen.

Bei der Teilung selbst werden dann die beiden Einzelindividuen jedes Chromosomenpaares voneinander getrennt, auf jede Tochterzelle gelangen demnach nur 9 Chromosomen, also die Hälfte der Normalzahl. Beim Auseinanderrücken wird jedes Chromosoma so gestellt, daß seine Längsachse, die ursprünglich ja senkrecht zum Verlaufe der Spindelfasern stand, diesen parallel gelagert wird, es erfolgt also eine Drehung um 90 Grad. Diese unterbleibt selbstverständlich bei denjenigen Chromosomen, welche ursprünglich hintereinander lagen, also schon in der entsprechenden Richtung eingestellt waren. Auch die hufeisenförmigen Gebilde erfahren eine geringe Drehung, so daß die Konvexität der Krümmung gegen den Pol zu sieht (Abb. 111, 112, 114). Zählungen stoßen jetzt auf keinerlei Schwierigkeiten mehr, man muß sich nur hüten gekrümmte, angeschnittene Chromosomen für Einzelgebilde zu halten. Meist rücken alle Chromosomen ziemlich gleichmäßig auf jeden Tochterkern und nur selten, wenn eine Zelle durch den Druck der Nachbarorgane stark deformiert und infolgedessen sehr lang gestreckt ist, tritt ein Fall ein, wie ihn Abbildung 112 darstellt, daß die Chromosomen über alle Abschnitte der Spindel verteilt sind. Die Centriolen entfernen sich während dieser Vorgänge noch beträchtlich weiter voneinander, soweit, daß sie häufig unmittelbar unter die Oberfläche der Tochterzellen zu liegen kommen. Dementsprechend liegen auch die Chromosomen schließlich stark exzentrisch, zuerst locker in der

gewöhnlichen Anordnung in radiärer Stellung, die wieder besonders schön in der Polansicht zu erkennen ist (Abb. 113, 114). Bald aber legen sie sich eng aneinander (Abb. 115).

Bei der Abschnürung der Tochterzellen kommt es zunächst zur Ausbildung von drei oder vier kleinen, sehr deutlichen Zwischenkörpern, die später zu einem einzigen verschmelzen. Die Aneinanderlagerung der Chromosomen wird inniger und inniger, bald findet sich in jeder Spermatide nur ein sternförmiger Chromatinklumpen, an welchen nur die freien in den Kern vorragenden Enden zu erkennen sind und sonst keinerlei Einzelheiten (Abb. 117). Aber auch diese Formen können noch verwischt werden, in den jüngsten Spermatiden sieht man nicht selten den Kern nur durch einen einzigen großen, dicken Chromatinklumpen mit fast ganz glatter Oberfläche dargestellt, an dem sich keinerlei Einzelheiten erkennen lassen (Abb. 118). Es läßt sich aber dabei wieder nicht entscheiden, ob diese starke Zusammenziehung, man ist fast versucht von einer Verschmelzung zu sprechen, vollkommen natürlich ist oder lediglich ein Erzeugnis der Fixierung darstellt, sie findet sich wieder am stärksten an Präparaten, die mit irgendwelchen Essigsäuregemischen konserviert wurden und nicht so stark nach reiner Sublimat- oder Flemmingfixierung. Während der Verklumpung rücken die Chromatinmassen aus ihrer peripheren Lage wieder in die Zellmitte. Wenn der Klumpen sich löst und das Bild wieder übersichtlich wird, dann erscheinen die Chromosomen durch Lininbrücken verbunden, als dünnere, häufig etwas gekrümmte Schleifen mit rauher Oberfläche, die im großen und ganzen noch die nämliche Lagerung wie früher zeigen (Abb. 119). Bald aber verteilt sich das Chromatin auf die Lininfäden und es gelingt dann nicht mehr ein einzelnes Chromosoma abzugrenzen (Abb. 120, 121). Die jungen Spermatiden sind jetzt meist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 18–20 μ , das Protoplasma zeigt feine, netzige Struktur mit Faden von bekanntem körnigen Bau. Das Centriol ist einfach, sehr klein und deshalb nicht leicht darzustellen. Eine Sphäre konnte ich jetzt nie mehr beobachten. Die nunmehr wieder ganz zentral gelegene Chromatinmasse hat einen Durchmesser von 8 μ bis allerhöchstens 10 μ , eine Kernmembran ist an ihr noch nicht zu erkennen. Diese bildet sich erst sehr spät aus, wenn die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden schon ziemlich weit fortgeschritten ist (Abb. 122, 123). Während aber die junge Spermatide als ganzes nicht mehr wächst, sondern zunächst nur mehr ihre

äußere Gestalt verändert, erfährt der Kern zuerst eine gewisse Größenzunahme auf Kosten des Protoplasmaleibes. Er wird größer und größer und erlangt schließlich einen Durchmesser von 13—14 μ , während die Zellgröße die gleiche bleibt, das Gerüst in ihm wird lockerer und feiner, gleichzeitig entstehen im homogenen Kernsaft meist zwei oder drei Nukleolen.

Schließlich besitzt die Spermatide kugelförmige oder leicht längsovale Gestalt, das Protoplasma zeigt den gewöhnlichen Bau in ihm liegt das feine Centriol ohne erkennbare Sphäre. Der große, blasige Kern zeigt deutliche Membran, ganz klaren, homogenen Kernsaft und ist durchsetzt von einem äußerst feinen und zarten Netzwerk, an dessen Faden sich allenthalben feinste Chromatinklümpchen finden, etwas größere zumeist an den Kreuzungsstellen. Im Kernsaft, meist unmittelbar unterhalb der Membran liegen die Nucleolen, zwei, höchstens drei kugelförmige Gebilde mit glatter Oberfläche, nur an ihrer der Membran angelagerten Seite etwas abgeplattet. Ihr Durchmesser beträgt 1—2 $\frac{1}{2}$ μ , meist zeichnet sich einer von ihnen durch seine besondere Größe aus. Sie nehmen Kernfarbstoffe intensiv auf und erscheinen bei Dreifachfärbung nach Flemming violett, wie auch die kleinen Chromatinkörnchen am Netzwerk, bei Safranin-Lichtgrünfärbung aber leuchtend rot. Der Gesamtdurchmesser der Zelle beträgt jetzt 18—20 μ , der des Kernes 12—14 μ .

Damit ist die Spermatocytogenese beendet, es folgt nun die Spermatohistogenese, d. h. die Umwandlung der Spermatide in den reifen Samenfaden, die jedoch hier nicht mehr beschrieben werden soll.

Zusammenfassung.

Im vorhergehenden habe ich die Vorgänge der Entwicklung der Samenzellen von *Proteus anguineus* so eingehend als möglich beschrieben und meine Angaben durch eine möglichst große Anzahl von Zeichnungen belegt. Ich halte ein solches Verfahren, trotzdem sich dabei Wiederholungen nicht vermeiden lassen, auch wenn es stellenweise etwas langweilig erscheinen mag, auf scheinbar ganz nebensächliche Dinge mit der größten Genauigkeit einzugehen, für unbedingt notwendig. Wenn wir wirklich jemals einen klaren Einblick in die verwickelten Vorgänge der Keimzellenentwicklung be-

kommen sollen, die tatsächlichen Vorgänge in ihrem Geschehen zu beobachten wird uns wohl immer versagt bleiben, so ist dies nur möglich, wenn wir eine möglichst große Anzahl der uns zur Verfügung stehenden Einzelbilder aneinanderreihen, so daß ihre unmittelbare Aufeinanderfolge zweifellos erscheint. Nicht angängig aber ist es, aus der Gonade eines beliebigen Tieres eine kleine Anzahl von „möglichst charakteristischen Stadien“ herauszuholen und diese nach eigenem Gutdünken und auf Grund von Analogieschlüssen mit anderen gut bekannten Objekten aneinanderzureihen, die wesentlichen Lücken in der Beobachtung aber durch zügellose Spekulationen zu überbrücken. Wir dürfen wohl annehmen, daß sich die einzelnen Stadien der Entwicklung bei jeder Tier- und Pflanzenart in mehr oder weniger der gleichen Weise wiederholen, die Anfangs- und Endstadien sind uns ja im großen und ganzen bekannt, unklar ist aber bis heute noch meist die Frage: wie entstehen alle vorgefundenen Einzelbilder der Entwicklung und wie folgen sie tatsächlich aufeinander? Gerade dieser letztere Punkt macht bei der Spermatogenese noch größere Schwierigkeiten als bei der Oogenese, wo die zunehmende Ansammlung des Dotters und die durch sie begründete Vergrößerung des Eies wenigstens in der zweiten Hälfte der Entwicklung allzugroße Fehler in der Seriation ausschließt. Anders bei den Samenzellen, wo die Größenunterschiede während der ganzen Entwicklung keine sehr beträchtlichen sind, fast stets im Bereiche der individuellen Schwankungen liegen und deshalb eine weitgehende Vermengung und Vertauschung der einzelnen Bilder zulassen. Gerade aus diesem Grunde aber macht sich die klare, im Bau des Hodens ausgedrückte Seriation beim Olm besonders angenehm geltend.

Kurz zusammengefaßt läßt sich bei ihm die Samenentwicklung folgendermaßen darstellen: Im Hoden des noch nicht geschlechtsreifen Tieres oder des geschlechtsreifen Tieres außerhalb der Fortpflanzungszeit lassen sich in der Hauptsache große Spermatogonien nachweisen. Diese befinden sich niemals in völligem Ruhezustand, sondern wachsen stets, wenn auch sehr langsam, weiter. Haben sie eine gewisse Größe erreicht, dann verfallen sie entweder der Degeneration oder sie teilen sich auf indirektem Wege in zwei Tochtterspermatogonien, die ihrerseits wieder den gleichen Entwicklungsgang durchlaufen. Wie oft sich dieser Vorgang wiederholt, läßt sich nicht entscheiden. Zu Beginn der Fortpflanzungsperiode

teilen sich die Spermatogonien mehrmals, aller Wahrscheinlichkeit nach 6 oder 7 mal hintereinander, in der Zwischenzeit während dieser Teilungen wächst anfangs nur der Kern auf seine ursprüngliche Größe heran, während die Plasmamenge fortschreitend vermindert wird. Während der letzten Teilungen nimmt auch der Kern an Größe ab, niemals jedoch im gleichen Verhältnis wie das Plasma. Das Endergebnis dieser Vermehrungsteilungen sind die Spermatocten, Zellen mit relativ sehr großem Kern. In ihnen zeigt das Chromatin zunächst netzartige Anordnung, es kommt jedoch sehr bald zur Ausbildung eines Monospirems, das in seinem Verlauf keinerlei Regel zeigt (das Leptotän Winiwarters), das ich als dünnen richtungslosen Knäuel bezeichne. Er durchsetzt den ganzen Kern mit zahlreichen unregelmäßigen Windungen, mit seiner vollständigen Ausbildung ist die eigentliche Wachstumsperiode der Spermatocten beendet. In der Folgezeit konzentriert sich das Chromatin, der ungeordnete Knäuel erfährt eine wesentliche Verkürzung und Verdickung und ordnet sich gleichzeitig polar an, indem alle seine Schleifen gegen diejenige Stelle der Kernmembran zu verlaufen, welche der Sphäre gegenüberliegt. Während dieser Zeit bleibt die Kontinuität des Chromatinfadens erhalten, es erfolgt kein Zerfall in einzelne Chromosomen, ihre Zahl kommt aber in der Anzahl der Schleifenturen zum Ausdruck, die stets gleich der Chromosomennormalzahl ist. Ich bezeichne diesen Zustand als polargeordneten Knäuel. Eine Parallellagerung und Verschmelzung einzelner Abschnitte des Knäuels (Parallelkonjugation) vor, während oder nach der polaren Orientierung tritt nicht ein, ebensowenig kommt es physiologischerweise jemals zu einer Zusammenziehung des Chromatins nach der Mitte oder der einen Seite des Kernes zu.

Die Orientierung beginnt stets in der Polseite des Kernes und breitet sich von da über sein ganzes Inneres aus. Sobald sie vollkommen ist treten neue Veränderungen am Knäuel auf, der während des ganzen Vorganges stets eine Zusammensetzung aus feinen Körnern zeigt. Von diesen gehen nun zarte seitliche Ausläufer in den Kernsaft (angedeutete Bildung der Lampenzylinderputzerformen), die nach kurzer Zeit wieder abschmelzen. Mit ihrem Verschwinden treten feine Linienbrücken zwischen den einzelnen Teilen des Knäuels auf, dessen Orientierung gleichzeitig verloren geht. Dieser dicke, ungeordnete Knäuel spaltet sich nun der Länge nach und zerfällt unmittelbar darauf durch Querteilung in einzelne Ele-

mente, 18 an der Zahl, von denen jedes als Folge der Längsspaltung aus zwei gleich langen, parallel gelagerten Hälften besteht, die sich in der Folgezeit vielfach umeinander winden, sich verkürzen und verdicken. Gleichzeitig legen sich je zwei längsgespaltene Chromosomen endweise aneinander und führen so zur Bildung richtiger Vierergruppen. Diese ordnen sich in der Äquatorebene der ersten Reifungsteilung an, während dieses Vorganges geht die Umschlingung der beiden durch die Längsspaltung entstandenen Teilhälften der Chromosomen, als Folge der fortschreitenden Konzentrationen des Chromatins in eine Parallellagerung über, der Längsspalt kommt in die Äquatorebene zu liegen, es erfolgt eine Trennung der beiden nunmehr parallel gelagerten Teile jeder Tetrade und ihre Verteilung auf die Tochterzellen. Während dieses Vorganges bleiben die endweise vereinigten Teile aneinander geheftet, verändern aber ihr gegenseitiges Lageverhältnis, indem sie an der Vereinigungsstelle geknickt werden und schließlich parallel zueinander liegen.

In den Prä spermatiden kommt es zur Ausbildung eines vollkommenen Kernes mit Membran, Gerüst und Undeutlichwerden der Chromosomen. Dieser Zustand bleibt jedoch nicht lange bestehen, denn sofort nach Ausbildung des Kernes erfolgt die Rekonstruktion der Chromosomen und zwar unmittelbar, ohne Zwischenschaltung eines Monospirems. Sie liegen nach Verschwinden der Kernmembran wieder paarweise beieinander, wie dies ihrer Zusammengehörigkeit nach der ersten Reifungsteilung entspricht. Ihre Zahl beträgt nach wie vor 18, ist also gleich der Normalzahl. In der zweiten Teilung erfolgt dann die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Spermatiden, indem die meist ungleich großen Einzelgebilde jeden Paares auf die beiden Tochterzellen auseinander-rücken. Auf diese Weise gelangen in jede Spermatide neun Chromosomen, also die Hälfte der Normalzahl.

Die erste Teilung erfolgt also ungefähr nach der Art einer Spermatogonienteilung, sie ist eine Äquationsteilung, auf jede Prä spermatide gelangt die Normalzahl der Chromosomen, die zweite Teilung ist die heterotypische Reduktionsteilung, durch welche die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte der Norm bewirkt wird. Teilen wir also die Samenentwicklung des Olmes, wie das nun einmal so üblich ist in einzelne Stadien ein, dann lassen sich folgende Abschnitte unterscheiden:

I. Große Spermatogonien des Ruhezodens.

II. Kleine Spermatogonien der Vermehrungsperiode.

III. Spermatocyten.

a) Wachstumsperiode.

Netzartige Verteilung des Chromatins.

b) Prophase der ersten Reifungsteilung.

1. dünner richtungsloser Knäuel.
2. polar gerichteter Knäuel.
3. Bildung und Rückbildung der seitlichen Ausläufer.
4. dicker richtungsloser Knäuel.
5. Längsspaltung des Knäuels.
6. Zerfall des Knäuels in einzelne Chromosomen.
7. Pseudoreduktion durch endweise Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen.

c) Erste Reifungsteilung.

IV. Präspematiden.

a) Ausbildung des Kernes.

1. Ausbildung der Membran.
2. Verteilung des Chromatins auf das Liningerüst.

b) Prophase der zweiten Reifungsteilung.

1. Konzentration des Chromatins auf die Chromosomen.
2. Verschwinden der Kernmembran und der Lininbrücken.
3. Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte.

c) Zweite Reifungsteilung.

V. Spermatiden.

Hierauf folgt die Ausbildung der Spermatozoen.

Was die in dieser Einteilung angewandte Bezeichnung betrifft, so komme ich auf sie in den einzelnen Abschnitten der folgenden Erörterungen zu sprechen. Bekanntlich unterscheidet *Waldyer* drei Hauptabschnitte der Samenentwicklung, nämlich die Spermatophylogenese, die Spermatocytogenese und die Spermatohistogenese, eine Einteilung, die sich auch für den Olm voll und ganz anwenden läßt. Die hier mitgeteilten Beobachtungen be-

schäftigen sich in der Hauptsache mit dem zweiten Abschnitt, der Spermatocytogenese. Nach Hertwig läßt sich diese wieder in drei Unterabschnitte zerlegen nämlich:

1. Das Vermehrungsstadium oder das Stadium der Spermatogonien.
2. Das Wachstumsstadium oder das Stadium der Spermatocyten bis zur ersten Reifungsteilung und
3. Das Reifestadium oder das Stadium der Prä spermatiden bis zur zweiten Reifungsteilung und das Stadium der Spermatiden nach diesen.

Wie ich aber schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1918) auseinandergesetzt habe, läßt sich das zweite Stadium der Hertwigschen Einteilung, so wie dies auch hier geschehen ist, in zwei Unterabteilungen zerlegen. Die Wachstumsperiode der Spermatocyte ist nämlich bis zum Beginn der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels, des Monospirems der somatischen und Spermatogonienteilungen beendet. Bis zu diesem Zeitpunkt vergrößert sich die junge Spermatocyte bei ziemlich gleichbleibenden Kernstrukturen von einem Kerndurchmesser von 14—16 μ und einem Gesamtdurchmesser von 18—20 μ auf einen Kerndurchmesser von 21—23 μ und einem Gesamtdurchmesser von 28—32 μ . Nach dieser Zeit ist das Wachstum nurmehr ein ganz unbedeutendes und erst nach dem Verschwinden der Kernmembran, also in den spätesten Prophasen der ersten Reifungsteilung läßt sich wieder eine stärkere Volumszunahme beobachten. Es ist daher wohl richtiger, die Wachstumsperiode mit dem oben angegebenen Zeitpunkt zu begrenzen, alle weiteren Veränderungen aber, welche sich an den Spermatocyten abspielen der Prophase der ersten Reifungsteilung zuzurechnen, welche mit der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels beginnt, pflegt man ja auch sonst die Ausbildung des Monospirems stets der Prophase einer Teilung zuzurechnen.

Allgemeiner Teil.

Die großen Spermatogonien.

Unter den Spermatogonien haben wir zwei Formen zu unterscheiden, die nicht so sehr durch ihren anatomischen Bau, als durch ihr physiologisches Verhalten voneinander verschieden sind, nämlich die Spermatogonien des Ruhezodens und die Spermato-

gonien zu Beginn der Fortpflanzungszeit. Rein äußerlich besteht der Unterschied zwischen beiden in der Größe, indem die ersteren fast durchwegs größer, die letzteren kleiner sind, weshalb *M e v e s* (1897) die einen als große, die andern als kleine Spermatogonien bezeichnet. Dagegen ist nichts einzuwenden, denn besonders der Protoplasmaleib der Spermatogonien des Ruhelodens zeigt meist viel beträchtlichere Ausdehnung, auch ist hier der Kern größer als in der Vermehrungsperiode, besonders wenn wir die Verhältnisse gegen ihr Ende zu im Auge behalten. Ein wesentlicher Unterschied besteht auch in der Kernplasmarelation, diese verschiebt sich bei den kleinen Spermatogonien sehr wesentlich zugunsten des Kernes.

K i n g (1907) unterscheidet primäre und sekundäre Spermatogonien, wogegen gleichfalls keinerlei Bedenken bestehen können. Dagegen ist es unzutreffend wie *R é g a u d* (1899) dies tut, Spermatogonies à noyaux pociéreux und Spermatogonies à noyaux croûteux gegenüberzustellen, da ja ein tatsächlicher Unterschied im Bau des Kernes der beiden Formen nicht besteht. Bei der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen während der Vermehrungsperiode kommt es zwar bei den kleinen Spermatogonien nur ganz ausnahmsweise zur Ausbildung wirklicher Ruhekerne mit deutlich netziger Struktur und völliger Verteilung des Chromatins. Dieses läßt vielmehr stets mehr oder weniger deutliche fadenförmige Bildungen erkennen, die Chromosomen der Telophasen gehen also ziemlich unmittelbar in die Prophasen der nächsten Teilungen über, allein die Unterschiede sind nicht derartig tiefgreifend und vor allem nicht so konstant, daß sie zur Grundlage einer Einteilung genommen werden können. Im allgemeinen war es in der letzten Zeit wohl üblich, die kleinen, sich rasch teilenden Formen kurzwegs Spermatogonien zu nennen, während die großen Formen des Ruhelodens mit den verschiedensten Bezeichnungen belegt wurden, so Stammzellen (*B e n d a* 1886—1906), Cellules indifférentes (*S c h ö n f e l d* 1900—1901), Archispermiocyten (*W a l d e y e r* 1906) und Archispermatocten (*L e v y* 1915). Die beiden letzteren Bezeichnungen halte ich für verwirrend, da es sich in diesem Fall ja nicht um Spermatocten, sondern um Spermatogonien handelt. Besser wäre daher wohl die Bezeichnung Archispermiogonien bzw. Archispermatocten. Eine gute deutsche Bezeichnung ist die Benennung Ursamenzellen, allerdings hat *L a V a l e t t e St. G e o r g e* diesen Ausdruck auch auf die kleinen Spermatogonien angewendet

und dadurch eine gewisse Unklarheit geschaffen. Meiner Ansicht nach dürfte daher die Bezeichnung Archispermato gonien oder große Spermato gonien die beste sein.

Wie schon erwähnt, besteht ja der Unterschied zwischen beiden Arten in erster Linie in der Größe. Auch bei den Archispermato gonien ist der Kern stets kugelförmig, jede Lappung oder sonstige außergewöhnliche Form bedeutet das erste Anzeichen der beginnenden Degeneration. Genauer eingehen will ich hierauf erst bei Besprechung der Rückbildungsvorgänge. Die Teilungen der großen Spermato gonien vollziehen sich in der gewohnten Weise, sie dienen einzig und allein dazu um den durch die Rückbildungsvorgänge erzeugten Ausfall zu ersetzen und so auch den Ruhekern stets auf der gleichen Größe zu erhalten. Man kann sie deshalb als Ergänzungsteilungen bezeichnen und sie so den Vermehrungsteilungen der kleinen Spermato gonien gegenüberstellen. Die Chromosomen zeigen stets die nämlichen Formen und es fällt nicht schwer die einzelnen von ihnen zu isolieren und besondere Arten zu unterscheiden, so wie dies Meves (1911) bei *Salamandra maculosa* ausgeführt hat. Auf die beträchtliche Größenzunahme der Zellen während der späten Prophase der Teilungen habe ich schon hingewiesen.

Die kleinen Spermato gonien.

Die Teilungen der kleinen Spermato gonien gehen in der nämlichen Art und Weise vor sich, nur folgen sie sehr rasch nacheinander, so daß zwischen zwei Mitosen kein völliger Ruhekern ausgebildet wird. Aus dieser Tatsache allein geht schon hervor, daß die jedesmalige Vergrößerung der Tochterzellen Hand in Hand mit den Veränderungen am Kern und Plasma gehen muß und sich nicht zeitlich von ihnen getrennt abspielt. Pluripolare Mitosen oder indirekte Teilungen kommen physiologischerweise beim Olm nicht vor. Meine Beobachtungen stimmen hierin mit denen von McGregor, (1899) King (1907) und Levy (1915) überein. Die in einer Cyste vereinigten Spermato gonien bzw. Spermato cyten stammen stets von einer einzigen Archispermato gonie ab und zeigen immer ziemlich genau den nämlichen Entwicklungszustand. Diese monophyletische Entstehung jeder Cyste kommt schon während der Spermato gonienteilungen sehr deutlich zum Ausdruck. Diese

gehen gleichmäßig, gewissermaßen rhythmisch an allen Elementen einer Cyste vor sich, denn stets finden sich alle in einer Cyste vereinigten Zellen im gleichen Zustand der Mitose. Geringe Unterschiede lassen sich zwar beobachten, diese besitzen jedoch keine große Bedeutung. Es kann sein, daß eine Anzahl von Spermatogonien schon Tochtersternbildungen zeigen, während die Mehrzahl der Schwesterzellen sich im Stadium des Muttersternes befinden. Dabei handelt es sich aber nur um ganz geringgradige Differenzen und nur ganz ausnahmsweise kommen größere Unterschiede vor, so gehört die Anwesenheit von ruhenden Spermatogonien in sich teilenden Nestern zu den allergrößten Seltenheiten. Die Zusammengehörigkeit aller Gebilde einer Cyste kommt auch manchmal darin zum Ausdruck, daß sie alle gleichzeitig der Degeneration verfallen. Im Gegensatz zu Gurwitsch (1911) konnte ich aber auch Nester auffinden in denen einzelne Elemente zugrunde gingen, während die Mehrzahl normales Aussehen zeigten, besonders findet sich ein solches Verhalten nach den Reifungsteilungen, wo die Degeneration einzelner Spermatiden fast Regel ist, also deutlich anzeigt, daß trotz der durch die Lage und die gemeinsame Umhüllung deutlich gekennzeichneten Zusammengehörigkeit die Individualität der einzelnen Zellen gewahrt wird.

Am deutlichsten und schönsten ist der Synchronismus der Reifungsvorgänge an allen Elementen einer Cyste in den Abschnitten der Entwicklung zu beobachten, die verhältnismäßig lange Zeit beanspruchen, also besonders während der polaren Orientierung des Knäuels und später während der Spermatohistogenese. Hier befinden sich alle Zellen nicht nur einer Cyste, sondern auch einer ganzen Ampulle im genau gleichen Zustand der Entwicklung. Dagegen werden die Abweichungen um so größer, je rascher sich die Vorgänge abwickeln, also während der Spermatogonienteilungen und besonders während der Reifungsteilungen, die sich allem Anschein nach sehr rasch nacheinander folgen. Hier findet man dementsprechend häufiger Zellen, welche in ihrem Entwicklungszustand von dem für die betreffende Cyste zutreffenden Stadium mehr oder weniger weit abweichen. Im großen und ganzen sind wir aber trotzdem wohl berechtigt anzunehmen, daß die Entwicklung aller Gebilde einer Cyste synchron verläuft und darin einen weiteren Beweis dafür zu erblicken, daß alle in einem Neste vereinigten

Spermatiden aus einer gleichen Zahl von Spermatogonienteilungen hervorgegangen sind.

Zu ganz ähnlichen Anschauungen gelangte Gurwitsch (1911) auf Grund seiner Untersuchungen an Hoden von Salamandra, Triton und Amblystoma. Er betrachtet gleichfalls die streng monophyletische Entstehung jedes Spermatocytennestes als vollkommen sichergestellt. Durch sehr mühsame, während der Mitosen selbst ausgeführte Zählungen ermittelte er, daß während der ersten Reifungsteilungen gewöhnlich ad maximum 120 Zellen in einer Cyste enthalten sind, eine Zahl, welche $128 = 2^7$ äußerst nahe kommt. Er schließt daraus, daß die erste Reifungsteilung „in der Regel in die 7. Generation der spermatogonialen Zellen fällt“ und erklärt die gefundenen niederen Zahlenwerte damit, daß vereinzelte Zellen bei der einen oder anderen Mitose übergangen werden können. Die Möglichkeit des Zugrundegehens einzelner Elemente, die ich zur Erklärung der Zahlenverhältnisse in Betracht gezogen habe, bestreitet Gurwitsch wie schon erwähnt vollkommen.

Abgesehen von den drei gezählten Nestern mit heterotypischer Teilung wurden von Gurwitsch noch 6 Bündel reifender Spermien gezählt, „die stets die Zahl > 480 und $< 512 = 2^9$ ergeben“. Von dem Vorhandensein zweier Arten von Spermienbündeln, größerer und kleinerer erwähnt er nichts, es scheint dies also eine Erscheinung zu sein, welche dem Olm allein eigentümlich ist. Im übrigen stimmen die Ergebnisse der Gurwitsch'schen Untersuchungen in der erfreulichsten Weise mit den hier mitgeteilten überein, so daß wir wohl berechtigt sind die Zahl der Spermatogonienvermehrungsteilungen für die Urodelen auf 7, bzw. 6 festzusetzen. Die Normalzahl ist 7, doch kann eine Teilung unterbleiben, ein Fall der scheinbar häufig bei vereinzelter Arten aus unbekannten Gründen auftritt und so zu Schwankungen in den Zahlenverhältnissen führt.

Unterbleibt aber bei allen Gebilden einer Cyste eine Teilung, dann veranlaßt dieser Umstand die Bildung der kleinen Spermatozoenbündel. Da in diesem Falle aber die gefundenen Zahlen auch nicht genau der berechneten Größe von $256 = 2^8$ entspricht, so müssen wir, falls wir nicht unsere Zuflucht zu den Rückbildungsvorgängen nehmen wollen, vermuten, daß einzelne Spermatocyten in diesem Falle aus nur 5 Spermatogonienteilungen hervorgegangen sind.

Was für Umstände die verschiedene Zahl der Teilungen veranlassen und im Einzelfall zur Beendigung der Spermatogonienteilungen führen, können wir nicht wissen, es sind dies Vorgänge, in die uns bisher noch jeglicher Einblick fehlt, und es erscheint wohl verfrüht, jetzt schon irgendwelche Spekulationen an sie anzuknüpfen. Jedenfalls aber führt die verschiedene Zahl von Teilungen nicht zur Bildung morphologisch verschiedener Spermatocyten und Spermien, denn es lassen sich nicht die geringsten Unterschiede zwischen den Elementen der großen und kleinen Cysten auffinden. Wir dürfen jedoch als sicher annehmen, daß auch alle diese Vorgänge durch bestimmte Naturgesetze geregelt werden, denn sonst könnte sich nicht die große Uebereinstimmung, nicht nur bei den verschiedenen Individuen einer Art, sondern auch bei allen Urodelen nachweisen lassen.

Die Spermatocyten.

Das Endergebnis der Spermatogonienteilungen sind schließlich die Spermatocyten, deren Entwicklungsgang ja den Hauptgegenstand dieser Untersuchung bildet. Er unterscheidet sich in der ersten Zeit nur wenig von dem somatischer Zellen, es kommt zur Ausbildung eines chromatischen Netzwerkes, Kern und Zelle wachsen zu einer bestimmten Größe heran, bis die ursprünglich ungünstige Kernplasmarelation wieder ausgeglichen ist. Allerdings zeigt schon dieses Netzwerk der jüngsten Spermatocyten eine Besonderheit, es besteht aller Wahrscheinlichkeit nach aus einem einzigen Faden von perlschnurartigem Bau. Diese Zusammensetzung aus einzelnen kleinen Gebilden, die sich in ihrer äußeren Form in der Folge sehr wesentlich verändern, bald körnchen- bald stäbchenförmig erscheinen, bald deutlich voneinander getrennt liegen, bald wieder sich näher zusammenschließen, behält der Faden bis zu seinem Zerfall in die einzelnen Chromosomen und selbst nach ihm für längere Zeit bei, bis als Folge der stärkeren Konzentration des Chromatins sich die Einzelheiten verwischen. Hand in Hand mit der Veränderung in der Form der einzelnen Fadenkörner geht eine Verkürzung und Verlagerung des Spirems im Kerne, die zu den verschiedensten Bildern führt.

Wie bei den meisten Teilungen entwickelt sich aus dem Netzwerk des Spermatocytenkernes zunächst ein Monospirem, das deutliche Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkörnern zeigt. In

erster Linie durch die gegenseitige Lageveränderung der Körner verkürzt und verdickt sich dieser Faden dann und ordnet sich zum polar gerichteten Knäuel, dem Bukettstadium der früheren Autoren an. In diesem Zustand ist die Konzentration des Chromatins eine verhältnismäßig sehr starke und schon hier macht sich die Zusammensetzung des Fadens aus einzelnen Chromosomen geltend. Denn obwohl noch kein Zerfall stattfindet, so entspricht doch die Anzahl der Schleifenturen hier stets der Normalzahl der Chromosomen. Nunmehr erfolgt die Abgabe des Trophochromatins in der bekannten Art und Weise durch Bildung seitlicher Ausläufer, die rasch nach ihrem Entstehen abschmelzen. Unmittelbar danach geht die polare Orientierung verloren, sie hatte offenbar den Zweck die einzelnen Substanzen in den Chromosomen in bestimmter Weise zu ordnen. Der dicke richtungslose Knäuel zeigt nunmehr wieder perlschnurartigen Bau, die einzelnen, ihn zusammensetzenden Körner sind jedoch wesentlich größer, als die des dünnen richtungslosen Knäuels. Durch Längsspaltung entstehen sodann zwei Tochterfäden, die dementsprechend auch perlschnurartigen Bau zeigen, nur sind die einzelnen, sie bildenden Körner wesentlich kleiner als im dicken Knäuel, sie entsprechen in ihrer Größe ziemlich genau denen des dünnen richtungslosen Knäuels. Wäre die Serierung der Stadien bei unserem Objekt nicht so klar vorgezeichnet, so könnte man diesen Doppelfaden wegen des Baues seiner Einzelelemente hinter den dünnen richtungslosen Knäueln einschalten und so auf den Gedanken einer Parallelkonjugation kommen. Bei der klaren, übersichtlichen Anordnung der Bilder, welche die Entstehung der Spaltung deutlich genug beweist, ist eine solche Annahme jedoch unmöglich. Es kommt zu keiner Parallelkonjugation der einzelnen Abschnitte des dünnen richtungslosen Knäuels, der Doppelfaden entsteht vielmehr zweifellos durch Längsspaltung des dicken richtungslosen Knäuels. Demnach unterscheidet sich die Prophase der ersten Reifungsteilung bis zur Ausbildung der Tetraden einzig und allein durch die Zwischenschaltung des polar gerichteten Knäuels und die äußeren Veränderungen, welche sich an ihm vollziehen von der Prophase einer Spermatogonienteilung oder einer beliebigen somatischen Mitose.

Die Frage der Parallelkonjugation.

Die Befunde von A. und K. E. Schreiner.

Durch die obige Feststellung erscheinen die Vorgänge der Spermatocytenreifung einfach und klar. Meine Beobachtungen stehen jedoch im Gegensatz zu einer ganzen Reihe der früher ermittelten Befunde an anderen Objekten, auf die ich zunächst, soweit sie für einen Vergleich in Frage kommen, eingehen will. Die ausführlichste Arbeit über die Spermatogenese eines urodelen Amphibiums (*Salamandra maculosa*) verdanken wir Meves (1897). Er beschäftigt sich jedoch in der Hauptsache mit den Veränderungen der Sphäre, weshalb seine Ausführungen hier weniger in Betracht kommen. In seiner Beurteilung der Reifungsteilungen schließt er sich im großen und ganzen der Anschauung Flemmings (1887) an, ebenso wie die große Anzahl von Untersuchern, welche gleichfalls Amphibienhoden als Ausgangspunkt ihrer Studien wählten, so Hermann (1888) Mc Gregor (1899) Eisen (1900) Benda (1893 u. a. a. O.), Janssens (1901, 1905) Kingsbury (1902) Janssens und Dumez (1903) und Andere. In offenkundigem Gegensatz zu ihren Mitteilungen stehen die Beobachtungen, welche A. und K. E. Schreiner (1906) an der Spermatogenese von *Salamandra maculosa* machten.

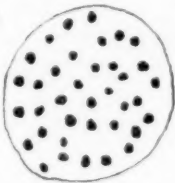
Sie beobachteten nach der letzten Spermatogonienteilung die Bildung eines Netzwerkes, das aus einzelnen, sehr langen Chromosomen besteht. Die weiteren Entwicklungsvorgänge lassen sich nur schwer beobachten „und wenn wir nicht mit den entsprechenden Prozessen von *Tomopteris* bekannt gewesen wären, hätten wir kaum die Bilder auf die Art gedeutet“. Ein derartiger Schluß ist stets sehr gewagt und auch in diesem Falle unrichtig, denn aus den Bildern, welche das Ehepaar Schreiner seinen Arbeiten beigibt (Abb. 4, 5, l. c.) läßt sich erkennen, daß es sich niemals um einzelne Chromosomen handeln kann, sondern lediglich um die Ausbildung eines Netzwerkes in der gleichen Weise wie beim Olm (Abb. 42, 43). Die Entstehung eines Monospirems wurde vom Ehepaar Schreiner nicht beobachtet, vielmehr gehen die Chromatinbügel der letzten Spermatogonientelophase ohne ihre gegenseitige Orientierung zu verlieren unmittelbar in die dünnen Schlingen der Spermatocyten über. Die freien Enden der Chromosomen liegen

im Polfeld der Zelle und treten dort infolge einer Kondensation, die sich an ihnen vollzieht, bald als begrenzte Fäden hervor, während sie im Gegenpol einen lockeren, wirren Knäuel darstellen. Nuncmehr nähern sich je zwei der dünnen Fadenenden einander und je zwei Chromosomen konjugieren. Sowohl vor, wie nach der Konjugation endigen die Chromosomen frei innerhalb des Kernes. Schließlich sind 12 bivalente Schlingen, die halbe Normalzahl vorhanden

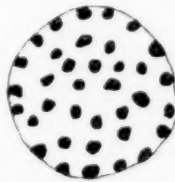
Die ganze obige Beschreibung krankt zunächst daran, daß sie sich größtenteils nicht auf direkte Beobachtungen, sondern in der Hauptsache auf Analogieschlüsse mit dem Tomopteristyp stellt. Aus den Abbildungen selbst ist weder eine deutliche Parallellagerung, noch auch eine Konjugation der Chromosomen zu erkennen. Der Vorgang der sich abspielt, ist vielmehr zweifellos der gleiche wie der, den ich beim Olm ermittelt habe. Die mit der polaren Orientierung einhergehende, bzw. sie verursachende Verdichtung der Fadenteile im Polabschnitt des Kernes hält das Ehepaar Schreiner für Parallelkonjugation, dagegen wurde die eigentliche Längsspaltung übersehen, wohl auch gar nicht nach ihr gesucht, da sie ja auch im Tomopteristyp nicht vorkommt. Dementsprechend wird dann ein Stadium, wie es etwa meiner Abbildung 66 entspricht, einfach an das in Abbildung 49 wiedergegebene angereiht, der ganze zwischenliegende Zeitraum aber durch die Phantasie überbrückt. Wie groß die Unterschiede in den einzelnen vom Ehepaar Schreiner wiedergegebenen „Stadien“ aber sind, lehrt ohne weiteres ein Blick auf ihre Abbildungen.

Wie verhält es sich nun aber mit der Samenentwicklung bei Tomopteris selbst? Bei ihm tritt (1906 e) eine Auflockerung der Chromosomen in den jungen Spermatocyten bis zum völligen Verschwinden ihrer Grenzen ein. Während dieser Zeit wandert der Zentralkörper an den entgegengesetzten Pol der Zelle und von dieser Seite aus beginnt nun innerhalb des Kernes von neuem die Kondensation des Chromatins. Wie diese im einzelnen vor sich geht, läßt sich nicht genau beobachten. „Nicht selten haben wir indessen Bilder gesehen, die uns den Eindruck gegeben haben, daß das Chromatin der lockeren Schlingen sich zuerst zu einem unregelmäßig aufgebauten, stark gewundenen und gefalteten Bande sammelt, aus dem wieder die deutlich begrenzten dünnen Fäden hervorgehen.“ Der Vorgang scheint sich also auch hier, so glaube

ich wenigstens den eben erwähnten Satz verstehen zu müssen, auch die beigelegte Abbildung (18 I. c.) läßt ein solches Verhalten erkennen, unter Bildung eines Monospirems abzuwickeln. Kurze Zeit darauf sind wieder einzelne Chromosomen vorhanden, die bogenförmig als lange Schleifen den ganzen Kern durchsetzen und mit ihren freien Enden gegen den Pol der Zelle zu gerichtet sind. Diese Enden nehmen nun bald parallelen Verlauf an und vereinigen sich zu je zwei miteinander, bilden also Doppelfäden, die sich stärker färben und aus diesem Grunde auch dicker erscheinen als die beiden Einzelfäden. Wenn sich die Vereinigung über den ganzen Kern ausgebreitet hat, so ist schließlich nur die halbe Normalzahl der Chromosomenschlingen vorhanden. Irgendwelche Abbildungen, welche diese Zahlenangaben belegen, werden leider nicht beigegeben. Nach einiger Zeit spalten sich die konjugierten Chromosomen wieder der Länge nach und bilden dann die bekannten verschlungenen Chromosomenpaare.



Textabb. 14.



Textabb. 15.

Auch bei *Tomopteris* dürfte, soweit sich dies aus den Schreiner'schen Abbildungen erkennen läßt, der Vorgang der Reifung der nämliche sein wie bei *Proteus*. Zweifellos richtig ist es, daß die Schlingen des polargerichteten Knäuels besonders in der Polhälfte des Kernes parallel zueinander gelagert sind, darin besteht ja eben das Bezeichnende dieses Zustandes. Auch sind die Einzelteile des Fadens in diesem Abschnitt etwas dicker, als im Gegenpolteil, da ja die Orientierung mit der Konzentration des Chromatins einhergeht, beziehungsweise durch sie bedingt wird. Diese besondere Lagerung führt jedoch niemals zu einer Verschmelzung von zwei Fadenabschnitten. Das Ehepaar Schreiner bringt keine Bilder, welche die Parallelkonjugation zahlenmäßig beweisen, dagegen füge ich hier noch zwei Textabbildungen bei, (14 und 15) welche beweisen, daß die Verdickung der parallelen Fadenteile durch Konzentration und nicht durch Konjugation bedingt wird. Textab-

bildung 14 stellt einen Querschnitt senkrecht zum Fadenverlauf durch den Polteil eines Kernes im Anfangsstadium der Orientierung dar, so wie es Abbildung 48 wiedergibt, Textabbildung 15 nach vollkommen durchgeführter Orientierung, so wie sie Abbildung 51 darstellt. Beide Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen und in ihnen ohne Eintragung von Einzelheiten nur die Querschnitte der einzelnen Fadenteile genau in natürlicher Größe wiedergegeben. Der Unterschied ist einleuchtend, jeder Faden in Textabbildung 15 hat gut die doppelte Querschnittsfläche als in Abbildung 14, wie leicht könnte man diese Tatsache mit der Parallelkonjugation erklären, wenn nicht die Zahlenverhältnisse dagegen sprächen. In beiden Fällen sind es nämlich 36 Fadenquerschnitte, die Anzahl der Turen ist demnach immer gleich 18, also gleich der Normalzahl der Chromosomen.

Die ganze Beschreibung der Tomopterispermotogenese wie sie das Ehepaar Schreiner gibt, ist wenig ausführlich und in keiner Hinsicht überzeugend. Zudem werden die geschilderten Verhältnisse nicht durch entsprechende Abbildungen belegt. Die Autoren selbst (1908 b) messen nun zwar Abbildungen, die nach cytologischen Präparaten mit starken Vergrößerungen gezeichnet sind, keinen besonderen Wert bei, dürften in dieser Anschauung allerdings ziemlich vereinzelt dastehen. Jedenfalls aber müssen Abbildungen, falls sie als Beleg für irgend welche Befunde verwendet werden auch wirklich überzeugend sein, und das kann man von den Schreiner'schen Zeichnungen nicht behaupten. Sie scheinen zwar meist die Parallellagerung einzelner kleiner Fadenabschnitte darzutun, niemals aber beweisen sie die erfolgte numerische Reduktion.

Eine scharfe Kritik verdient aber vor allem das weitere Vorgehen des Ehepaars Schreiner, das zum Beweis der Richtigkeit des Tomopteristyp eine ganze Reihe anderer Objekte, ich erwähne nur den oben besprochenen Feuersalamander (1906 a—1908) untersucht, sich bei ihnen aber nicht auf eine genaue Feststellung der gesamten Vorgänge der Gonocyto-genese einläßt, sondern sich damit begnügt, einzelne Stadien aufzusuchen, welche dem Tomopteristyp zu entsprechen scheinen und aus ihnen dann Schlüsse auf die Parallelität auch der nicht beobachteten Vorgänge zu ziehen. Es liegt auf der Hand, daß ein solches Verfahren unzulänglich ist, bei seiner weitesten Anwendung wäre ja fürderhin jede Unter-

suchung einer Geschlechtszellenentwicklung überflüssig, sobald festgestellt wäre, daß die Kerne der jüngsten Spermatocyten und die der Spermatiden bei beiden Arten den nämlichen Bau zeigten.

Auf die Unvollständigkeit der Untersuchungen von Herrn und Frau Schreiner und vor allem auf die Unrichtigkeit ihrer Schlußfolgerungen ist schon des öfteren hingewiesen worden, so vor allem von Meves (1907, 1908), welcher sehr deutlich dartut, daß die vermeintliche Parallelkonjugation nichts anderes ist, als der Ausdruck eines sehr frühzeitig auftretenden Längsspaltens in den Chromosomen. Er weist auch darauf hin, daß es vollkommen unmöglich ist, ganz besonders bei *Salamandra maculosa* die Chromosomen des „Bukettstadiums“ unmittelbar auf diejenigen der Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen zurückzuführen. Es bildet sich vielmehr ein Ruhekern in den jungen Spermatocyten aus, dessen Gerüst sich aus groben rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk zusammensetzt. Beim Uebergang in die Wachstumsperiode verteilt sich dann das Chromatin auf die Lininstränge und es entsteht so ein außerordentlich dichtes Chromatingerüst, „das sich aus unregelmäßig geformten Knoten und dünneren Balken zusammensetzt“. Dieses Gerüst erhält kurz darauf ein gleichmäßiges Aussehen, die Knoten verschwinden, gleichzeitig beginnen in der Polseite des Kernes die einzelnen Balken sich polar zu orientieren. Der Vorgang ist also auch hier fast genau der nämliche wie in den Spermatocyten des Olmes, allerdings kommt es nicht zur Ausbildung eines so klaren Monospirems.

Auch Janssens (1901) schildert den Vorgang in der gleichen Weise, er beobachtet an den orientierten Teilen des Fadens einen Längsspalt, den auch er als Beweis für die erfolgte Parallelkonjugation zweier Fadenabschnitte auslegt. Im Gegensatz dazu weist Meves sehr richtig darauf hin, daß die äußerst dichte und verwirrte Lage der Fadenteile in diesem Stadium eine Parallelkonjugation schon aus rein mechanischen Gründen ausschließt und daß die Dualität dieser orientierten Fadenteile nur eine scheinbare ist, bedingt durch eine zweireihige Anordnung der Chromatinkörner. Zu dem nämlichen Ergebnis gelangt auch Fick (1907), der sich nach eingehender Untersuchung der Schreinerschen Tomopterispräparate folgendermaßen äußert: „Der unbefangene Beobachter wird aus den Präparaten und Bildern glaube ich nur den

Eindruck gewinnen können, daß sich aus dem chromatischen Netzgewirr an der Polseite des Kernes auf der Grundlage feinster paralleler oder untereinander verflochtener Chromatinfäden gespaltene, sich allmählich verdickende Chromatinbalken anlegen.“

Auch *Levy* (1915) findet in den Kernen der jüngsten Spermatocyten von *Rana esculenta* ein Reticulum, dem feinste Chromatinkörner angelagert sind. Auch er läßt die Frage offen, ob es sich dabei um ein echtes Netzwerk oder nur um Ueberschneidung einzelner Fäden handelt, die Möglichkeit eines einzigen Fadens bespricht er nicht. Auf diesen Bau der jüngsten Spermatocyten hat übrigens schon *Flemming* (1887) aufmerksam gemacht, der gleichfalls die Frage nach der Natur dieses Netzwerks offen läßt. Meines Erachtens wird sie sich, so lange uns nicht neue Untersuchungsmethoden zur Verfügung stehen auch nicht mit Sicherheit entscheiden lassen. Bei *Rana* werden nach *Levy* die Fäden allmählich schärfer und deshalb besser unterscheidbar, sie nähern sich einander, so daß sie „in gewissen mittleren Strecken ihres Verlaufes“ parallel zueinander gelagert erscheinen. Zu einer Vereinigung dieser parallelen Fäden kommt es dagegen nie, sie ordnen sich vielmehr zum „Bukettstadium“ an, das allerdings nach den Schilderungen und Abbildungen *Levy's* ganz anders aussieht als gewöhnlich, das Chromatin zieht sich zusammen, es tritt also Synapsis ein, nach der die Chromosomen dicker und immer noch paarweise mit den Enden vereinigt erscheinen, während ihres ganzen Verlaufes liegen sie aber deutlich getrennt voneinander. *Levy* bezeichnet diesen Zustand als Amphimetasyrthese, er stellt im Grunde genommen einen der Parallelkonjugation zum mindesten sehr ähnlichen, wenn nicht gleichwertigen Vorgang dar, nur verschmelzen die beiden konjugierten Fadenteile ausschließlich mit ihren Enden und bleiben im übrigen getrennt voneinander. Was die *Levy'sche* Arbeit betrifft, so enthält sie leider nur eine recht kurze Schilderung der betreffenden Vorgänge, die auch aus den in äußerst spärlicher Anzahl beigegebenen Abbildungen nicht in überzeugender Weise zu erkennen sind.

Im Gegensatz dazu stehen die äußerst eingehenden, durch eine große Zahl von Abbildungen und genaueste Beschreibung belegten Untersuchungen von *Champany* (1913). Er weist zunächst auf die ungeheure Schwierigkeit der richtigen Seriation der einzelnen Bilder im Hoden der anuren Amphibien hin. Im großen

und ganzen vollzieht sich aber bei allen untersuchten Amphibienarten, Anuren als auch Urodelen die erste Entwicklung der Spermatoocyten auf folgende Weise: Aus dem Ruhekern der Spermatoocyten entwickelt sich zunächst ein feines Monospirem: „Il apparaît dans le noyau un filament très fin (stade leptotène). Le filament s'oriente en un bouquet (stade du bouquet leptotène) puis à un stade dit amphotène, on observe vers un pôle du noyau un filament épais (tandis que dans le reste du noyau le filament est encore mince). Bientôt on a un bouquet constitué d'un filament entièrement épais (stade pachytène). Le bouquet pachytène se dédouble alors: chaque filament devient double par fissuration longitudinale: c'est le stade diplotène. Les filaments se tordent ensuite de diverses manières en se raccourcissent.“ Aus dieser Beschreibung geht klar hervor, daß die Erscheinungen fast bis in alle Einzelheiten die nämlichen sind, wie die von mir beim Olm beobachteten. Diese Feststellung hat besonderen Wert, da die Untersuchungen Champys wirklich äußerst gründlich und genau sind, sie erstrecken sich über einen Zeitraum von 10 Jahren und erfassen eine ganze Reihe von Amphibienarten. Auch Champy verlegt also das Diplotène hinter den dicken Knäuel und nicht wie die meisten Autoren hinter den dünnen Knäuel, also vor das „Bukettstadium“. Zu einer solchen falschen Serüierung kann lediglich das gleiche Aussehen einzelner Abschnitte des dünnen Fadens und der beiden Spalthälften des Doppelfadens verleiten, die angenommene Verschmelzung der beiden Teile wird dann meistens in die Synapsis verlegt, die ja alle Kernstrukturen mehr oder weniger vollkommen verdeckt, also der Phantasie weitesten Spielraum läßt und deshalb die Möglichkeit bietet, die heterogensten Bilder miteinander zu verbinden. Einzig und allein aus diesem Grunde halten wohl eine Reihe von Forschern mit einer solchen Zähigkeit gerade an dieser Zellform fest, über deren Bedeutung nach den Untersuchungen der letzten Jahre (Meves und andere) kaum mehr ein Zweifel bestehen kann. Die Synapsis ist eben eine anormale Zellform, das unnatürliche ihrer Erscheinung kann durch die verschiedenen Fixierungsmittel ausgelöst, bzw. wesentlich verstärkt werden, sie darf aber niemals in den normalen Entwicklungsgang eingereiht werden.

Die Befunde von v. Winiwarter und Sainmont.

Mit Hilfe der Synapsis erklären auch v. Winiwarter und Sainmont die Vorgänge, welche sie bei der Reifung der Eizellen feststellen konnten (1900, 1909). Die beiden Belgier stellen zuerst in den Kernen der jüngsten Ocyten eine feine Zerstäubung des Chromatins fest, indem sie wie ich schon früher (1918 c) nachgewiesen habe, offenkundig in Rückbildung begriffene Kerne in die normale Oogenese einreihen. Nach „dem Wiedererscheinen des Chromatins“ zeigt der Kern feine, netzige Struktur, später entwickelt sich ein dünner kontinuierlicher Knäuel, der sehr lange bestehen bleibt. Die Fadenschlingen wenden sich nunmehr gegen den Pol der Zelle zu und legen sich gleichzeitig paarweise parallel zueinander. In der folgenden Synapsis konjugieren dann die beiden jeweils parallel gelagerten Fadenpaare und dadurch entsteht das Stadium des dicken Knäuels in welchem die Anzahl der Chromatinelemente auf die Hälfte reduziert ist. Als Beweis für die Richtigkeit seiner Serierung bringt v. Winiwarter die Feststellung, daß sich in jüngeren Ovarien manchmal zahlreiche doppel-fädige Kerne nachweisen lassen, während keine dickfädigen auffindbar sind, das erstere Stadium müsse also das jüngere sein. Dieser Beweis ist aber nicht stichhaltig, denn bei der großen Gleichmäßigkeit mit welcher sich die Entwicklung im ganzen Ovar abspielt, ist es leicht möglich, daß in manchen Zeitabschnitten sich die Längsspaltung schon an allen dickfädigen Kernen vollzogen hat, daß diese also nicht mehr auffindbar sind. Daß dies gerade bei einigen der jüngeren untersuchten Tiere der Fall ist mag Zufall sein. Als zweiten Beweis bringen die beiden Belgier Zahlenangaben. In der gleichen Art und Weise wie ich es oben ausgeführt habe, ermitteln sie an Querschnitten durch die parallel gelagerten Teile des Fadens die Anzahl der Querschnitte durch die einzelnen Turen und stellen dabei beim dicken Faden 36—42 Schnitte (Abb. 48, 49, l. c.), beim dünnen aber 74, also fast die doppelte Anzahl fest (Abb. 47 l. c.).

Ganz abgesehen nun davon, daß diese letztere Abbildung nicht ganz klar und keineswegs überzeugend ist, — man gewinnt vielmehr häufig den Eindruck, so besonders im linken unteren Abschnitt der Zelle, daß ein geschlängelter Fadenteil häufiger, drei bis fünfmal getroffen ist, bzw. in der Schnittebene liegt und daß knötchenförmige Verdickungen an ihm die Querschnitte vortäuschen, —

fällt auch die Größe der Zellen auf. Das nach Angabe der Autoren jüngere Stádium mit den 72 Querschnitten ist nämlich mehr als doppelt so groß als jedes der beiden angeblich späteren Stádien mit 36—42 Querschnitten. Wenn auch bei der Katze die Größe der Zellen sicherlich starken individuellen Schwankungen unterliegt, so erscheint es doch ausgeschlossen, daß die beiden, bzw. alle drei Bilder in der Reihenfolge aufeinander folgen, wie v. Winiwarter und Sainmont dies annehmen. Es fällt vielmehr bei der ganzen Arbeit auf, daß die dickfädigen, also angeblich älteren Stádien durchwegs viel kleiner sind als die doppelfädigen, angeblich jüngeren. Aus dieser Tatsache allein müßte man eigentlich den Schluß ziehen, daß die Bilder in der betreffenden Arbeit falsch aneinander gereiht sind, Abb. 48 und 49 (1. c.) sind frühere Stádien als Abb. 47 (1. c.). Damit ist die Sachlage geklärt, die früheren Bilder entsprechen dem polargerichteten Knäuel an dem sich nach Verschwinden der Orientierung die Teilung vollzieht, Abbildung 47 stellt, falls in der betreffenden Zelle tatsächlich 72 Querschnitte vorhanden sind, was aus der Abbildung nicht hervorgeht, die vollzogene Längsspaltung dar, nach der die Anzahl der Fadenquerschnitte selbstverständlich verdoppelt ist.

Diese Zahlenverhältnisse stimmen allerdings nicht mit den in den Oogonien gefundenen überein, allein hier stoßen v. Winiwarter und Sainmont überhaupt auf die größten Schwierigkeiten. Sie stellen nämlich die ganz einzigartige Erscheinung fest (1909), daß „Chez le chat comme chez le lapin (v. Winiwarter 1900) le nombre somatique et ovogonial ne correspond pas à celui de l'oeuf à maturité“. Beim Kaninchen konnten nämlich in den Oogonien ungefähr 42 Chromosomen, in den Reifungsteilungen aber nur 10—12 festgestellt werden, bei der Katze dagegen in den Oogonien und Oocyten 36, in den Reifungsteilungen aber auch nur 10—12. Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl zwischen somatischen Mitosen und denjenigen der Geschlechtszellen sind ja schon festgestellt worden, noch niemals aber ein Unterschied in der Zahl bei den Oogonien und Reifungsteilungen. Wenn die Zahlenangaben von v. Winiwarter und Sainmont stimmen würden, dann hätten wir es beim Kaninchen sowohl als auch bei der Katze mit einer doppelten Reduktion der Chromosomen auf ungefähr ein Viertel der Normalzahl zu tun. Zieht man daraus die weiteren Folgerungen, dann enthält jede reife Geschlechts-

zelle nur ein Viertel der Normalzahl, die befruchtete Eizelle aber nur die Hälfte und wenn die Zahl nicht durch irgendeinen geheimnisvollen Vorgang sich immer wieder von selbst ergänzt, dann müßte, selbst bei nur kurzer Fortdauer dieses Prozesses über mehrere Generationen die Chromosomenzahl gleich Eins sein. Das ist unmöglich. Die Chromosomenzahlen beim Kaninchen und bei der Katze bedürfen also unbedingt einer Nachprüfung und erst dann können die Befunde v. Winiwarters und Sainmonts in den Rahmen einer Erörterung über die Reduktion eingezogen werden. Soviel ich aus den Abbildungen der beiden Belgier erkenne, wurde die Feststellung der Zahlen bei der Katze in der Polansicht der Spindel bei Oogonienteilungen vorgenommen (Abb. 11—14 l. c.). In diesem Zustande sind aber die beiden Spalthälften der Chromosomen fast stets schon getrennt, es handelt sich um die nämlichen Bilder, wie ich sie beim Olm vorfand (Abb. 28—32) und dementsprechend haben wir hier nicht mehr die Normalzahl, sondern die doppelte Zahl der Chromosomen vor uns. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, lassen sich die Vorgänge der Reifung der Keimzellen bei der Katze ohne jede Zwangshypothese und gewaltsame Seriiierung erklären, die Chromosomenzahl beträgt 18—20 und nicht 36—42, im Stadium des dicken Fadens ist die Normalzahl der Turen vorhanden, die später durch Längsspaltung verdoppelt und schließlich durch die Pseudoreduktion und Reduktion auf die Hälfte herabgesetzt wird. Das Eine können wir aber schon jetzt mit Sicherheit sagen, daß in den Stadien, welche von v. Winiwarter und Sainmont als Beweis für die Parallelkonjugation anführen, eine Reduktion noch gar nicht stattgefunden hat. Denn die reduzierte Chromosomenzahl beträgt für die Katze nach Angaben der beiden Belgier selbst 10—12, im fraglichen Stadium sind aber noch 18—20 Schleifen, also die Normalzahl vorhanden, die dann durch Längsspaltung verdoppelt wird. Die eigentliche Reduktion aber haben die beiden Belgier gar nicht beobachtet.

Ich glaube im Vorhergehenden nachgewiesen zu haben, daß die beiden Hypothesen, welche eine Parallelkonjugation beweisen sollen, wie sie einerseits das Ehepaar Schreiner für Tomopteris, andererseits v. Winiwarter und Sainmont für Säugetiere aufgestellt haben, auf unrichtige Beobachtungen gestützt sind. Der Irrtum beruht einerseits in der falschen Deutung des frühzeitig als Ausdruck der später erfolgenden Teilung auftretenden

Längsspalt im Sinne einer parallelen Vereinigung zweier einzelner Chromosomen (Schreiner), andererseits in der falschen Seriation der Bilder bei unsicheren Zahlenverhältnissen, indem das Doppelfadenstadium wegen seiner entfernten Aehnlichkeit im Bau der Einzelemente unmittelbar hinter das Dünnfadenstadium gereiht und die spätere Lücke in der Beobachtungsreihe durch die Synapsis ausgefüllt wird. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein alle Arbeiten, welche die Parallelkonjugation schildern, in ähnlich ausführlicher Weise zu besprechen, die eben geltend gemachten Einwände treffen in der einen oder anderen Form auf jede von ihnen zu, weshalb es überflüssig erscheint hier auf Einzelheiten einzugehen. Ganz abgesehen aber davon, daß alle die Untersuchungen, welche eine Parallelkonjugation der Chromosomen beweisen wollen, auf falscher Seriation der Bilder oder sonstiger unrichtiger Deutung der Bilder fußen, lassen sich auch noch andere Tatsachen aufführen, welche gegen eine solche Art der Reduktion sprechen.

Theoretische Bedenken gegen die Parallelkonjugation.

Da die Parasyndese die Herabsetzung der Normalzahl der Chromosomen auf die Hälfte bewirken soll, so muß sie, da eine solche Reduktion ausschließlich bei der Reifung der Keimzellen stattfindet, ein Vorgang sein, der auch einzig und allein diesen Gebilden zukommt, und alle Erscheinungen welche mit ihr in unmittelbarem Zusammenhang stehen, so vor allem die Parallelagerung der einzelnen Abschnitte des lockeren Knäuels, bzw. der in diesem Sinne gedeutete Längsspalt an den Chromosomen dürften sich nur in den reifenden Geschlechtszellen finden. Dem ist jedoch nicht so. Wie schon Flemming in seinen grundlegenden Arbeiten über die Kernteilung gezeigt hat (1887 und 91), tritt der Längsspalt in den Chromosomen bei sich teilenden Epithel und Bindegewebszellen der Salamanderlarve „in einem viel früheren Stadium als viele Untersucher anzunehmen scheinen“ auf, nämlich unmittelbar nach der Ausbildung des Monospirems. „Man kann in diesen ihren ersten Stadien und überhaupt weiter bis zur Muttersternform ja eigentlich nicht wörtlich von einer Spaltung reden, da es in den Chromosomen außer den zwei Chromatinkörnerreihen jetzt wie vor der Spaltung ein achromatisches Lininsubstrat gibt,

das . . . die beiden Chromatinreihen zusammenhält.“ Auf diese Tatsache weist gleichfalls Meves 1907 hin, und Heidenhain gibt (1907, Seite 151) an, daß er im Epithel der Kiemenblätter von *Salamandra* in den Tochterzellen bei einer Teilung, also noch wesentlich früher als Flemming die Chromosomen schon vor ihrem Eintreten in den Ruhekern deutlich längsgespalten erkannt hat, wobei jede der Spalthälften aus nur einer Serie „Pfitzschnersche Kugeln“ bestand. Es kann also in den Chromosomen ein Längsspalt auftreten, ohne daß unbedingt ein Auseinanderrücken der beiden Spalthälften nachfolgen muß, und mit dieser Tatsache lassen sich die Befunde von v. Winiwarter und Sainmont (1900, 1912), Janssens (1901, 1905) und Dumez (1908) erklären, ebenso alle jene, welche gleichfalls eine Parallelkonjugation der Chromosomen aus den nämlichen Gründen beweisen sollen, so die Arbeiten von Schönfeld (1901), Maréchal (1907), Tretjakoff (1904), Bonnevie (1905, 1906), Lerat (1905), Stevens (1905), Marcus (1906, 1908), A. und K. E. Schreiner (1906 u. a. a. O.), Grégoir (1909, 1910) und andere.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß der Längsspalt der Chromosomen vielleicht auch durch besondere Lichtreflexe und Spiegelungen vorgetäuscht werden kann, ohne überhaupt vorhanden zu sein, eine Tatsache, auf die Levy aufmerksam macht, der ich allerdings keine allzu hohe Bedeutung beimessen kann, da ja in den fraglichen Entwicklungsabschnitten die Chromosomen meist aus vielen einzelnen Körnern zusammengesetzt erscheinen, also keine spiegelnde, glatte Oberfläche besitzen, die das Zustandekommen derartiger Reflexe ermöglicht.

Als Gegenbeweis gegen die Parallelkonjugation wird auch häufig die Tatsache angeführt, daß auch an Monosomen häufig Erscheinungen beobachtet werden können (von Baehr 1909 und Buchner 1909), welche stark an die bei der Parallelkonjugation gefundenen Bilder erinnern und schließlich vor allem der Umstand, daß Kühn (1908) in jungen Oocyten von sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern, bei denen also keine Reduktion stattfindet, Stadien nachweisen konnte, „die ohne Zweifel an die Bilder erinnern, die A. und K. E. Schreiner für *Tomopteris* geben und aus bestimmten Gründen als parallele Konjugation deuten“. Das

Für und Wider dieser Anschauung ist schon häufig genug erörtert worden, in letzterer Zeit besonders von Wassermann (1914) und anderen, so daß ich hier nicht nochmals darauf einzugehen brauche.

Die Befunde Rabls.

Eine besondere Stellung zu der Frage nehmen noch die Beobachtungen ein, die Rabl (1915) in seinem Nachruf auf Van Beneden, über die Eireifung von *Ascaris megalcephala bivalens* mitteilt. Auch er beobachtet die Parallelkonjugation der Chromosomen in der Synapsis, nur zeigt diese ganz besondere Formen, indem nämlich die Chromatinmasse des Kernes sich nicht auf einen, sondern auf zwei Klumpen zusammenzieht, deren jeder einem konjugierten Chromosomenpaar entsprechen soll. Wenn die Zusammenziehung sich löst, so liegen in der Zelle wieder vier Einzelchromosomen, genau wie vor der Synapsis, von denen jedes in der Folgezeit eine Längsspaltung in zwei Tochterhälften erfährt. „Es haben sich also die in der sog. Synapsis konjugierten homologen Chromosomen wieder voneinander getrennt. Diese Trennung ist nicht etwa als eine Längsspaltung der zwei chromatischen Platten des Keimbläschens aufzufassen; vielmehr ist sie von einer Längsspaltung, wie sie die Chromosomen einer typischen Mitose erfahren, sehr wesentlich verschieden.“ Leider ist die ganze Schilderung der Vorgänge, im Gegensatz zu den sonstigen Gewohnheiten Rabls nur sehr kurz und wenig eingehend, immerhin geht deutlich aus ihr hervor, daß Rabl die Synapsis keinesfalls als ein Mittel auffaßt, um die Zahl der Chromosomen zu reduzieren, wie dieser Vorgang sich abspielt, werden wir weiter unten noch besprechen, sondern lediglich als die nahe und nur sehr kurzdauernde Vereinigung je zweier homologer Chromosomen zum Zwecke des gegenseitigen Substanzenaustausches. Wir dürfen aber wohl annehmen, daß auch bei *Ascaris* diese „Pseudosynapsis“ kein normales Stadium ist, ihre Ausschaltung aus dem Entwicklungsgang der Oocyte macht ja nicht die geringsten Schwierigkeiten, da die Kernbilder vor und nach ihr in jeder Hinsicht vollkommen identisch sind, der eigentliche Entwicklungsgang also in keiner Weise beeinflußt wird.

Die mutmaßliche Bedeutung der polaren Orientierung.

Ich glaube im Vorhergehenden gezeigt zu haben, daß die Hypothese der Parallelkonjugation einer eingehenden Kritik nicht standhalten kann, und wir dürfen deshalb wohl annehmen, daß die frühe Entwicklung der Gonocyten, wie die große Ähnlichkeit der Bilder ja zeigt, sich in ihren Grundzügen ebenso oder wenigstens ähnlich abwickelt wie beim Olm. Es kommt zur Ausbildung eines kontinuierlichen Knäuels, der sich konzentriert, polar anordnet, zahlreiche Substanzen abgibt und schließlich der Länge nach spaltet. Die Vorgänge sind im großen und ganzen, wie ich es schon des öfteren betont habe, die nämlichen, wie die, welche sich in der Prophase der Spermatogonienteilungen und der somatischen Mitosen abspielen, einzig und allein die polare Orientierung und die Substanzabgabe unterscheidet die erste Reifungsteilung von diesen. Welche Aufgabe fällt nun gerade diesen beiden Vorgängen zu, wir müssen doch annehmen, daß keine der Erscheinungen, die wir bei der Reifung der Gonocyten beobachten, nutzlos ist oder auch nur irgend einem anderen Zweck dient, als der Vorbereitung auf die Reifungsteilung und schließlich auf die Vereinigung mit der gegengeschlechtlichen Zelle?

Offenbar werden während der polaren Orientierung die in den Chromosomen enthaltenen Erbanlagen, das Idiochromatin, schon unter dem Einfluß der Sphäre in bestimmter Weise angeordnet, für die Teilung vorbereitet, während gleichzeitig alle überflüssigen Substanzen, das Trophochromatin, abgegeben werden. Denn wenn wir auch, wie ich schon des öfteren betont habe, den Kern nicht als ausschließlichen Träger der Vererbung betrachten dürfen, da sicherlich dem Plasma und zwar besonders den als Mikrosomen oder Plastosomen bezeichneten Teilen eine ganz hervorragende Rolle bei der Uebertragung elterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen zukommt, so können wir doch nicht jede Uebertragung durch den Kern, bzw. durch die Chromosomen ausschließen.

Die Umlagerung der einzelnen Elemente in den Chromosomen läßt sich ja unmittelbar beobachten, die Körner des dünnen Knäuels verändern ja nicht nur ihre Form, sondern auch ihre gegenseitige Lage in erheblichem Maße, dabei erfährt die ganze Substanz des Spirems eine Auflockerung, sie verliert an innerer Festigkeit und

mangels jeglicher Lininbrücken, die ja in dieser Zeit vollkommen fehlen, auch an gegenseitigem Halt. Aus diesem Grunde geraten die Chromosomen schon jetzt, noch während des Bestehens der Kernmembran in ein Abhängigkeitsverhältnis von den Centriolen, deren Einfluß sich in der polaren Orientierung deutlich genug geltend macht. Er ist am stärksten im Polteil des Kernes, am wenigsten deutlich aber in den Abschnitten, die am weitesten von der Sphäre entfernt gelegen sind. Wenn dann die einzelnen Körner ihre endgültige, für die Reifungsteilungen günstigste Lagerung in den Chromatinschlingen angenommen haben, dann gehen die weiteren Veränderungen vor sich, nämlich die Bildung der seitlichen Ausläufer, die kurz nach ihrem Auftreten wieder abschmelzen und spurlos im Kernsaft aufgelöst werden. Offenbar handelt es sich auch bei diesem Vorgang um eine Konzentration des Chromatins, alle überflüssigen Substanzen, die während des Wachstums der Spermatoocyte tätig waren, also das Trophochromatin werden abgegeben, nach ihrem Verschwinden besteht der nunmehr wesentlich substanzärmere Knäuel ausschließlich aus Idiochromatin, also aus der Substanz, die wir als Träger der durch die Chromosomen vererbaren Eigenschaften betrachten. Mit dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer treten aber wieder Lininbrücken auf, die während der ganzen Zeit von der Bildung des dünnen bis zur Entstehung des dicken Knäuels nicht nachweisbar waren. So tiefgreifende Umlagerungen, wie sie während der Ausbildung des polargerichteten Knäuels sowohl in Hinsicht auf die Lage, als auch die Struktur des Spirems zu beobachten waren, wären ja ganz unmöglich, wenn auch nur die geringste Verbindung und Festigung der einzelnen Chromatinabschnitte untereinander bestände. Sobald solche Einrichtungen wieder erkennbar werden, d. h. mit dem Auftreten der Lininbrücken macht sich auch ihr Einfluß auf die Lagerung der Chromatinteile wieder geltend und tritt gegenüber dem Einfluß der Sphäre in den Vordergrund. Infolge dessen verschwindet jetzt mehr und mehr die polare Orientierung.

Während aller dieser Vorgänge bleibt stets die Kernmembran gut darstellbar und als lückenloses Gebilde erhalten. Eine Abgabe von chromatischen Substanzen während der polaren Orientierung aus dem Kern in das Plasma konnte ich niemals beobachten, wenngleich es wahrscheinlich erscheint, daß die beim Abschmelzen der seitlichen Ausläufer in das Enchylem gelangenden Teile des Tro-

phochromatins nicht im Kern selbst verbleiben, sondern auf irgendeine Art und Weise ausgestoßen werden. Offenbar erfolgt ihr Durchtritt durch die Kernmembran jedoch in einer Form, die sich morphologisch nicht darstellen läßt, es gelingt aber auch nicht im Plasma selbst, in der Umgebung der Sphäre oder an anderen Stellen irgendwelche chromatische Substanzen zu einer beliebigen Zeit der Samenentwicklung nachzuweisen. Auch eine Massenzunahme der Mitochondrien und Anhäufung um die Sphäre, wie sie im Stadium der polaren Orientierung häufig beschrieben wird, konnte nicht beobachtet werden, dagegen manchmal das Auftreten von „Pseudochromosomen“ in ihrer Umgebung, wie sie von Heidenhain (1900) beschrieben worden sind, allerdings nur bei Anwendung der Hämatoxylinmethode. Die fraglichen Gebilde ließen sich niemals mit typischen Kernfärbemitteln zur Anschauung bringen und es ist deshalb wohl unrichtig auf sie lediglich wegen ihrer Ähnlichkeit in ihrer äußeren Form die Bezeichnung „Pseudochromosomen“ anzuwenden, es handelt sich wohl eher um Mitochondrien oder ähnliche Plasmaeinschlüsse. Jørgensen beobachtete in Oocyten von *Proteus* im Stadium des polargerichteten Knäuels unmittelbar den Chromatinaustritt aus dem Kern, ganze Abschnitte der Chromatinschleifen ließen sich direkt in das Plasma verfolgen und waren in späteren Stadien im Plasma losgelöst aufzufinden, auch von anderer Seite sind ähnliche Beobachtungen, nur nicht durch so klare Bilder belegt mitgeteilt, so besonders von Buchner (1909, 1910). Dieser äußert allerdings in letzterer Zeit (1918) auf Grund seiner ausführlichen Beobachtungen an Insekteneiern selbst Zweifel an der Möglichkeit eines unmittelbaren Chromatinübertrittes von dem Kern in das Plasma. Da sich in den Spermatocyten des Olmes wie schon erwähnt, keine ähnlichen Bilder nachweisen lassen, so will ich es auch unterlassen, hier näher auf die erwähnten Befunde einzugehen, sondern ihre Besprechung auf die Beschreibung der Oogenese verschieben.

Bis zum Verschwinden der polaren Orientierung, ja noch über diesen Zeitpunkt hinaus bis zur Beendigung der Längsspaltung bleibt der Faden als kontinuierliches Gebilde erhalten, ein Zerfall in einzelne Chromosomen wie er besonders von Anhängern der Parallelkonjugation beschrieben wird, findet auch während der polaren Orientierung nicht statt, nur deutet die starke Umbiegung in der Gegend der Polseite die Stellen an, an denen später, wenigstens

aller Wahrscheinlichkeit nach die Querteilung erfolgt. Rabl hat ja (1886) zuerst darauf hingewiesen, daß die Chromatinschleifen vor der Längsteilung mit der Konvexität ihrer Krümmung gegen das Polfeld zu angeordnet sind und daß von diesem Punkt aus die Spaltung beginnt. Hätte nun vor oder während der polaren Orientierung schon ein Zerfall des Knäuels in einzelne Schleifen stattgefunden, dann hätten wir in diesem Zustand wieder eine Besonderheit der ersten Reifungsteilung zu erblicken, da ja dann die Lagerung gerade umgekehrt wäre als in somatischen Mitosen. Angedeutet ist eine solche Lagerung ja zweifellos auch beim Erhaltenbleiben der Kontinuität des Fadens. Allein bis zur Teilung selbst gehen noch viele Umlagerungen an den Chromosomen vor sich und in der Mitose zeigen sie schließlich doch ihre typische Lagerung zu den Zentralkörpern in der gleichen Weise wie bei den Spermatogonienteilungen. Einige Forscher nehmen ja allerdings eine Umlagerung des Polfeldes an, so besonders wieder das Ehepaar Schreiner. Sie schildern sogar eine Wanderung der Centriolen von einem Pol der Zelle zum anderen, während der die Chromosomen die nämliche Lagerung wie in den Tochtersternen der letzten Spermatogonienteilungen beibehalten. Allein diese Schilderung stützt sich wieder auf die Annahme, daß die Chromosomen des polargerichteten Knäuels sich unmittelbar von denjenigen der letzten Spermatogonienteilungen herleiten lassen, eine Anschauung, die, wie schon von vielen Seiten bewiesen wurde, wegen des eingeschobenen netzförmigen Stadiums unhaltbar ist, und zweitens auch auf die gleichfalls unrichtige Feststellung, daß in den fraglichen Stadien schon einzelne Chromosomen vorhanden sind.

Die Tetradenbildung durch endweise Konjugation.

Aehnliche Befunde an anderen Objekten.

Unmittelbar nach vollzogener Längsspaltung des Fadens, bzw. dann, wenn die beiden Spalthälften, deren Bildung wohl in ein wesentlich früheres Entwicklungsstadium zurück verlegt werden kann, deutlich voneinander abgerückt sind, ohne dabei ihr gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis aufzugeben, erfolgt die Querteilung des Fadens, sein Zerfall in die einzelnen Chromosomen, deren jedes entsprechend der Längsspaltung des Fadens selbst wieder aus zwei gleich langen Hälften besteht. Die Zahl der Chromatinelemente

ist gleich der Normalzahl der Chromosomen und schon diese Tatsache allein schließt eine vorhergegangene Parallelkonjugation aus.

Diese längsgespaltenen Chromosomen erfahren in der Folgezeit eine sehr wesentliche Verdickung und Verkürzung, ihre Spalthälften schlingen sich in der bekannten Art und Weise umeinander, gleichzeitig legen sich je zwei Paare mit den Enden aneinander, verschmelzen und bilden so Vierergruppen, die dann in der halben Normalzahl vorhanden sind. Alle diese Vorgänge spielen sich sehr rasch nacheinander ab und sind schon aus diesem Grunde schwerer zu beobachten als die früheren, zudem erscheint das Kernbild wegen der großen Anzahl der in ihm enthaltenen ziemlich richtungslos liegenden Einzelelemente auch nicht mehr so übersichtlich. Die endweise Vereinigung erfolgt nicht bei allen Paaren gleichzeitig, sie kann sich vielmehr in einzelnen Fällen sehr stark, bis zum Eintritt in die Teilungsspindel verzögern und gerade diese Bilder beweisen am deutlichsten, daß die Entstehung der Tetraden so vor sich geht, wie ich es hier beschrieben habe.

Wie bei jeder indirekten Kernteilung, so erfolgt also auch in der Prophase der ersten Spermatogonienteilung ein Zerfall des Monospirems in die Normalzahl der Chromosomen. Ein solcher Vorgang ist in der Spermatogenese verhältnismäßig selten beobachtet worden, zuerst wohl von Calkins (1895) bei *Lumbricus*. Dort treten in den Spermatocyten erster Ordnung 32 längsgespaltene Chromosomen auf, die sich paarweise zur Bildung von 16 Tetraden vereinigen. Ganz ähnliche Verhältnisse schildert allerdings schon früher (1891) Henking bei *Pyrrhocoris*. Weit häufiger kam dies Verhalten in der Oogenese zur Beobachtung, wo die Untersuchung und Zählung ja wesentlich dadurch erleichtert wird, daß die Konjugation der Chromosomen erst viel später, nach der Aus- und Rückbildung der Lampenzylinderputzerformen erfolgt. So beschrieb sie Rückert (1892) bei *Selachiern* und wies sehr deutlich nach, daß es sich um eine Längsspaltung der Chromosomen handelt, der Begriff der Parallelkonjugation war ja zu dieser Zeit überhaupt noch nicht bekannt. Es bedeutet deshalb eine völlige Verkennung der Tatsachen, wenn Levy (1915) meint, die Parasyndese sei durch die fragliche Arbeit vorbereitet worden, denn er übersieht dabei vollkommen die Zahlenverhältnisse und gerade diese sind es, welche in den fraglichen Stadien den Ausschlag geben.

Beim Vorhandensein der Normalzahl längsgespaltener Chromosomen kann eben von einer Parallelkonjugation, durch die ja die Reduktion bedingt werden soll schlechterdings nicht die Rede sein. Die nämlichen paarweise verschlungenen Chromosomenfäden beobachtete auch Fick (1892) im Axolottlei und äußerte wohl als erster den Gedanken, daß ein solches Gebilde nicht durch „unvollständige Teilung eines ursprünglichen Keimbläschenchromosoms“, sondern durch „unvollständige Vereinigung von zwei verschiedenen solchen zu einem neuen Individuum“ entstanden sei. Wenn die Paarlinge dann später verschmelzen, würde eine wahre Zahlenreduktion gegeben sein. Er gibt aber selbst zu, daß diese Annahme nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Der erste, der die Parasyndese ausführlich beschrieb und zur Erklärung der Reduktion heranzog, war v. Winiwarter (1900) auf Grund seiner Untersuchungen am Kaninchenei. Allerdings hatte er für seine Beobachtungen ein denkbar ungünstiges Objekt ausgesucht, denn bei Säugetieren wickeln sich wie bei allen Warmblütern ja die Vorgänge der Zellteilungen besonders rasch ab, so daß, ganz abgesehen von der geringen Größe der fraglichen Elemente, Zählungen äußerst schwierig sind. Dies geht auch deutlich genug aus der schon oben erwähnten Tatsache hervor, daß v. Winiwarter ganz außergewöhnliche Zahlenverhältnisse vorfand, nämlich eine Reduktion der Chromosomen nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel der Normalzahl. Schon dieser Umstand allein nimmt seinen Untersuchungen, so schöne Ergebnisse sie in anderer Beziehung gezeitigt haben, jeglichen Wert für die Entscheidung der Reduktionsfrage, bei ihr handelt es sich nun einmal um einen der wenigen Fälle, wo wir die Biologie auf mathematische Grundlagen stellen können und müssen, und deshalb kann sie auch nur unter Hinzuziehung der Ergebnisse sicherer Zählungen an Hand von einwandfreien Präparaten geklärt werden.

Der Anschauung v. Winiwarters schlossen sich später Janssens und Grégoire und mit ihnen die ganze Löwener Schule an, dann vor allem auch das Ehepaar Schreiner. Alle diese belegen ihre Angaben entweder überhaupt nicht durch sichere Zählungen, oder begehen, falls wirklich zahlenmäßige Feststellungen gemacht wurden, den Fehler, die ausgebildeten Tetraden nach vollzogener Pseudoreduktion den Chromosomen der Oogonien- der Spermatogonienteilungen gegenüberzustellen. In diesem Falle ist die

Zahl der Chromatinelemente selbstverständlich reduziert, ohne daß dadurch ihre Entstehung geklärt wäre. Fast stets werden dann die beiden endweisen vereinigten Hälften, da der Querspalt nicht zu erkennen ist, für ein einziges Chromosom erklärt und so die Annahme der Parasyndese gestützt.

Im Gegensatz dazu stehen aber eine ganze Reihe von Mitteilungen, welche die Bildung der Tetraden in ganz gleicher oder wenigstens sehr ähnlicher Weise beobachten konnten, wie ich sie bei *Proteus* festgestellt habe, einige dieser Befunde will ich zum Belege hier anführen. Dabei ergeben sich nicht unerhebliche Unterschiede für die Spermatogenese und Oogenese, die jedoch nicht so sehr auf der Verschiedenheit der Reifungsteilungen selbst beruhen, als auf der Schnelligkeit mit der sich die einzelnen Phasen der Entwicklung abspielen.

In der Prophase der ersten Reifungsteilung nimmt bei der Spermatogenese die polare Orientierung des Knäuels die längste Zeit in Anspruch, wie sich aus dem gegenseitigen Mengenverhältnis der vorgefundenen Bilder ohne weiteres schließen läßt. Nach dem Verschwinden der Orientierung und der Ausbildung des dicken richtungslosen Knäuels geht die Entwicklung rasch vonstatten, einzig und allein die starke Konzentration des Chromatins und das Einrücken der Tetraden in die Äquatorialplatte nimmt noch längere Zeit in Anspruch. Beide Reifungsteilungen spielen sich an einer sehr großen Zahl von Einzelzellen innerhalb des Hodens ab und sind dementsprechend in der Spermatogenese meist gut beschrieben, ebenso wie das lange dauernde Stadium der polaren Orientierung, wohingegen die Vorgänge der Segmentierung des Fadens, die Konjugation der Chromosomen und die Ausbildung der Tetraden wegen der geringen Zahl der Bilder, die sich von diesen Stadien als Zeichen ihrer kurzen Dauer nachweisen lassen, meist kaum beobachtet wurden.

Anders bei der Eireifung, besonders der meroblastisch sich teilenden, mit reichlichem Nahrungsdotter beladenen Eier. Hier spielen sich die Vorgänge im Anfang der Entwicklung verhältnismäßig rasch ab und meist nur während der embryonalen Ausbildung des Eierstockes, also während eines kurzen, scharf umschriebenen Zeitabschnittes. Im Ovar des ausgewachsenen Tieres finden sich, besonders bei Säugern und Säuropsiden fast nur mehr Oocyten vom Stadium des dicken, richtungslosen Knäuels an. Ihre Entwicklung schreitet jedoch nur sehr langsam fort und erstreckt sich über Mo-

nate, ja sogar über Jahre. Dagegen spielen sich die Reifungsteilungen meist sehr rasch nacheinander und häufig erst nach der Ausstoßung des Eies aus dem Ovar ab, also nur an einzelnen Zellen. Dementsprechend ist in der Ovogenese meistens die Wachstumsperiode sehr ausführlich untersucht, wohingegen die Anfangsstadien der ersten Teilung, die beiden Reifungsteilungen selbst und mit ihnen die Konjugation und Reduktion der Chromosomen gewöhnlich nur unvollständig, in weit auseinanderliegenden Bildern beobachtet werden können.

In den Grundzügen spielt sich aber die Entwicklung der beiden Arten von Geschlechtszellen, — zu dieser Annahme sind wir in Anbetracht der bisher bekannten Tatsachen sicherlich berechtigt — bei allen Tier- und Pflanzenarten in genau der gleichen Art und Weise ab, und es ist deshalb wohl angängig und unserer Erkenntnis sicherlich nur förderlich, wenn wir die Vorgänge bei den beiden Geschlechtern gegenüberstellen und die Lücken auf der einen Seite durch entsprechende Ergänzungen an Hand der Beobachtungen am anderen Geschlecht ausfüllen.

In einem Punkte stimmen zunächst die überwiegende Mehrzahl aller Untersucher überein, nämlich in der Feststellung, daß schon in die Spindel der ersten Reifungsteilung nur die halbe Normalzahl von Chromosomengruppen eintritt. Jede dieser Gruppen muß nun aus zwei einzelnen Chromosomen bestehen, falls wir nicht einfach annehmen wollen, wie dies ja von mancher Seite geschieht (Meves, Fick, O. Hertwig), daß in der Prophase der ersten Reifungsteilung der Gonaden überhaupt nur die reduzierte Zahl der Chromosomen gebildet wird. Diese Anschauung stützt sich auf die völlige Negierung der Chromosomenindividualität, sie ist aber schon allein deshalb nicht zu halten, weil ja bei einer ganzen Reihe von genau untersuchten Objekten nachgewiesen ist, daß in den reifenden Geschlechtszellen nach dem Zerfall des Knäuels zunächst die Normalzahl von längsgespaltenen Chromosomen vorhanden ist, so bei *Selachiern* (Rückert 1892), *Lumbricus* (Calkins 1895), *Ophryotrocha puerilis* (Korschelt 1895), *Coläus monedula* (Stieve 1918) und anderen Objekten, besonders auch nach den letzten Untersuchungen von Rabl (1915) bei *Askaris megalocephala bivalens*, wo die einfache Anordnung

und die große Uebersichtlichkeit der Zellbilder jeden Irrtum ausschließen, außerdem nach den hier mitgeteilten Befunden in der Samenentwicklung des Olmes.

Gerade diese eben erwähnten Fälle sind es, die uns Aufschluß über die Entstehung der Vierergruppen geben müssen, denn sie können in erster Linie zeigen, wie die Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen erfolgt, sie beweisen zunächst auch, daß die Längsspaltung im allgemeinen der primäre, die Konjugation aber der sekundäre, sich wesentlich später abwickelnde Vorgang ist. Wenn in einer Gonocyte vor der ersten Reifungsteilung die Normalzahl gespaltener Chromosomen nachweisbar ist, dann kann sich die Konjugation auf zwei verschiedene Arten abspielen, nämlich erstens, indem sich je zwei der längsgespaltene Chromosomen nebeneinanderlegen, so daß es zur Bildung von Vierergruppen käme, die aus vier nebeneinanderliegenden Chromosomenhälften bestehen. Oder aber je zwei Paare vereinigen sich endweise, wodurch Tetraden mit einem Längs- und Querspalt entstehen. Beide Anschauungen haben bekanntlich ihre Anhänger, das merkwürdige ist nur, daß auch die meisten Verfechter der parallelen Vereinigung an den Tetraden einen Querspalt auffanden, für dessen Entstehung keine Erklärung beigebracht werden kann. Für die Entstehung der Tetraden durch endweise Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen treten in erster Linie ein: Rückert (1893, 1894) vom Rath (1892, 1895) Haecker (1895), Popoff (1908), Goldschmidt (1908). Sie schildern den Vorgang im Anschluß an die Untersuchungen von Rückert am Cyklopsei in der Art, daß aus dem Knäuel die halbe Zahl längsgespaltener Chromatinelemente hervorgeht, an denen ein Querspalt deutlich anzeigt, daß je zwei Chromosomen in der gleichen Weise wie ursprünglich im Knäuel vereinigt bleiben, ein Vorgang, den Wassermann (1914) für *Zoogonus mirus* gleichfalls nachgewiesen hat. Die Trennung der konjugierten Chromosomen ist schon vor und während der ersten Reifungsteilung durch die Anwesenheit des Querspaltes angedeutet, sie erfolgt jedoch erst in der zweiten Reifungsteilung.

In diesen Fällen erfolgt also die Konjugation während der Ausbildung des kontinuierlichen Knäuels. Bei allen den Objekten aber, bei welchen in den Keimzellen zunächst die Normalzahl längsgespaltener Chromosomen vorhanden ist, findet die Konjugation

erst später statt, manchmal bei vereinzelt Gebilden sogar erst dann, wenn die Mehrzahl der Tetraden schon in der Spindel angeordnet ist, ja bei einzelnen von ihnen wenn ihre Spalthälften schon auseinanderzuweichen beginnen. Ob diese Vereinigung nach einer bestimmten Regel erfolgt und nach welcher können wir nicht angeben. Rabl meint zwar, daß jeweils homologe väterliche und mütterliche Chromosomen konjugieren, da bei *Askaris* die beiden durch Querspalt getrennten Chromosomen stets gleich groß sind. Beim Olm trifft dies sicher nicht zu, die beiden Hälften zeigen hier gewöhnlich recht verschiedene Länge und wenn wir berechtigt sind aus der gleichen Größe einen Schluß auf die Homologie zu ziehen, so müssen wir hier annehmen, daß die konjugierten Gebilde nicht homolog sind.

In genau der gleichen Weise wie hier für den Olm geschildert wurde, vollzieht sich die Tetradenbildung auch in der Eireifung von *Ophryotrocha puerilis* nach den Untersuchungen von Korschelt (1895). Die Chromosomennormalzahl beträgt bei diesen Anneliden 4, sie ist also sehr gering und erleichtert dadurch trotz der geringen Größe der Zellen die Beobachtung. In den jungen Oocyten zerfällt der Kernfaden in 4 lange, längsgespaltene Schleifen, die sich später verkürzen, zu je zweien endweise aneinanderlegen und so zur Bildung richtiger Stäbchentetraden führen. Die Reifungsteilungen wickeln sich dann allerdings anders ab, als ich hier beschrieben habe, indem in der ersten die beiden konjugierten Chromosomen wieder getrennt werden, in der zweiten aber die Spalthälften jedes Stäbchens auseinanderrücken. Eine solche Möglichkeit des Verlaufs der Teilungen ist ja bei den Vierergruppen theoretisch stets gegeben, es ist jedoch schwer bei einem Objekt wie das von Korschelt untersuchte, wo die Chromosomen eine sehr erhebliche Verkürzung fast bis auf Punktform erfahren, zu unterscheiden, in welcher Richtung die Trennung erfolgt. Ich will jedoch auf diese Frage hier zunächst nicht näher eingehen.

Bekanntlich hat das Ehepaar Schreiner (1906 d) es versucht die äußerst ausführlichen und überzeugenden Schilderungen Korschelts zu widerlegen. Die betreffende Arbeit fußt wieder ganz auf der Tomopterisuntersuchung. In ihr wird zunächst festzustellen versucht, daß die Normalzahl der Chromosomen 8 und nicht 4 sei, es handelt sich dabei um Zählungen von Äquatorialplatten, die wohl zum nämlichen irrtümlichen Ergebnis geführt

haben wie bei v. Winiwarter und Sainmont. Da aber gar nicht angegeben wird, ob in den reifen Geschlechtszellen 4, oder wie dies nach den Korschelt'schen Untersuchungen wohl sicher anzunehmen ist nur 2 Chromosomen vorhanden sind, so kommen die Schreinerschen Beobachtungen für die Beurteilung der Reduktionsfrage überhaupt nicht in Betracht.

Ganz ähnliche Vorgänge schildern auch Foot und Strobell (1913) bei der Bildung der Kreuztetraden, in denen wir sicher die nämlichen, durch endweise Vereinigung zweier längsgespaltener Stäbchen entstandenen Gebilde zu erblicken haben, wenngleich die beiden Autoren selbst sich die Entstehungsweise etwas anders vorstellen.

Aehnliche Befunde bei Degenerationsvorgängen.

Nun sind aber die Tetraden auch keine Bildungen, welche ausschließlich den reifenden Geschlechtszellen eigentümlich sind, sie lassen sich vielmehr auch bei anderen Teilungen beobachten, hier allerdings fast immer nur in Zellen, die offenkundig Zeichen der Rückbildung an sich tragen. So konnte Flemming Tetraden in den Spindeln pluripolarer Mitosen der Ursamenzellen des Salamanderhodens auffinden, seine Befunde wurden später am gleichen Objekt durch Nicolas (1892) bestätigt, desgleichen durch Paulmier (1899) bei *Anasa tristis* und durch Levy (1915) bei *Rana*; der letztere fand sie in zweifellos degenerierenden Ursamenzellen. Hertwig konnte sie künstlich durch Strychnineinwirkung auf Eier während des Furchungsstadiums erzeugen, Haecker (1908) und Schiller (1908/09) bei *Cyklops* durch Beeinflussung der trächtigen Weibchen mittels *Narcoticis*. Alle diese Fälle beziehen sich aber auf Elemente der Keimdrüsen und wir dürfen deshalb wohl annehmen, daß durch die teils künstlich infolge äußerer Schädigungen erzeugten, teils in der Gonade selbst gelegenen Krankheitsvorgänge außergewöhnliche Verhältnisse geschaffen wurden, welche das frühzeitige bzw. unzeitgemäße Auftreten der Tetraden zur Folge hatten. Die Fähigkeit zur Tetradenbildung wohnt eben allen Keimzellen inne und kann durch physiologische oder pathologische Bedingungen ausgelöst werden, sehen wir ja auch beim Zerfall somatischer Zellen häufig Kernbilder auftreten, welche große Aehnlichkeit mit den Prophasen der Mitosen besitzen. Desgleichen haben wir in den pluripolaren Teilungen

sicherlich krankhafte Bilder zu erblicken, und es ist gerade hier recht gut möglich, daß durch den abnormen Zug der Spindelfasern nach verschiedener Richtung hin ein Zerreißen der durch den Krankheitsprozeß geschädigten Chromosomen erfolgt, das dann zur Entstehung der fraglichen Erscheinungen führt.

Aber nicht nur in Gonadenzellen, welche sich rückbilden oder sonstwie außergewöhnliche Verhältnisse zeigen, auch in somatischen Zellen wurden schon tetradenähnliche Bildungen beschrieben, so von Hartmann (1910) bei Trichonymphen, von Della Valle (1907) in Körperzellen von Salamandra, Popoff (1908) in Leberzellen von Paludina, Marcus (1908) in der Thymus und anderen. In allen den fraglichen Fällen handelt es sich jedoch nur um mehr oder weniger tetradenähnliche Gebilde, die lediglich ein oder das andere Chromatinelement betreffen, niemals aber um deutliche, bei allen Chromosomen einer Zelle schön ausgebildete Vierergruppenbildung. Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es hier mit zufälligen, durch Schnittrichtung bedingten Lageverhältnissen zu tun, oder was wahrscheinlicher ist, mit krankhaften Vorgängen, die nichts anderes bedeuten, als den beginnenden Zerfall der Zelle. Dieser Ansicht sind auch die meisten der eben genannten Untersucher, denen wir die Kenntnis der betreffenden Formen in somatischen Zellen verdanken.

Es lag nun nahe in der gleichen Weise, wie es von anderer Seite für die Parasyndese geschah, aus der Tatsache des Vorkommens solcher, den reifenden Oocyten und Spermatocyten eigentümlichen Bildungen in anderen, besonders zugrundegehenden Zellen die Schlußfolgerung zu ziehen, daß es sich bei der Vierergruppenbildung stets um krankhafte Formen handle, denen keinerlei Bedeutung für die normale Entwicklung zukomme. In diesem Sinne äußern sich vor allem Marcus, Della Valle und Popoff. Ihre Ausführungen lassen sich jedoch durch zwei Tatsachen widerlegen.

Die Ausbildung der Tetraden in den reifenden Geschlechtszellen läßt sich nämlich bei günstigen Objekten sehr deutlich beobachten, sie ist ja doch nichts anderes als der Schlußstein zu einer Reihe von Entwicklungsvorgängen, an deren physiologischem Geschehen kein Zweifel bestehen kann, da sie sich an einer großen Anzahl von Zellen einwandfrei beobachten lassen und mit logischer Folgerichtigkeit zu den betreffenden Bildungen hinleiten. Auch

läßt sich die normale Weiterentwicklung des Prozesses während der ersten Reifungsteilung deutlich verfolgen; sie beweist klar genug daß es sich bei den Vierergruppen in den reifenden Keimzellen um progressive, physiologische Bildungen handelt, nicht aber um regressive, pathologische, welche den Untergang der Zellen zur Folge haben.

Dagegen lassen die in anderen Zellen aufgefundenen Tetraden, ganz abgesehen davon, daß es sich bei ihnen ja meist nur um vereinzelte, den Vierergruppen ähnliche Gebilde handelt, niemals irgendwelche Zweifel darüber bestehen, daß sie tatsächlich nichts anderes sind, als der Ausdruck krankhafter Vorgänge, die über kurz oder lang zum endgültigen Zerfall der Chromosomen und damit zum Untergang der ganzen Zelle führen. Und wie auch *Levy* ganz richtig bemerkt, besteht keinerlei Grund, einen physiologischen Vorgang wegen seiner entfernten Ähnlichkeit mit manchen Stadien krankhafter Prozesse gleichfalls als pathologisch hinzustellen.

Die Tetraden sind also physiologische Bildungen, die durch endweise Aneinanderlagerungen je zweier längsgespaltener Chromosomen entstehen. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet kann auch über das Endergebnis der beiden Reifungsteilungen kein Zweifel mehr bestehen, auf jede der reifenden Geschlechtszellen mit der reduzierten Chromosomenzahl kommt eines der vier Teile einer Vierergruppe und da ja je zwei von diesen durch Längsspaltung aus einem Chromosoma hervorgegangen sind, so müssen auch je zwei der Spermatiden bzw. der betreffenden Bildungen der Eizelle einander gleichwertig sein. Einen anderen Modus der Verteilung nach einwandfreier Beobachtung der Stäbchentetraden beschreibt nur *Matschek* (1909, 1910); er nimmt eine nochmalige Längsspaltung der Tetradenlängshälften an, da sich an ihnen zu gewissen Zeiten ein sekundärer Längsspalt erkennen läßt. In diesem Falle wäre aber die endweise Vereinigung, die ja durch den deutlichen Querspalt bewiesen wird, vollkommen zwecklos und beide Teilungen wären homoeotypisch, Aequationsteilungen. Offenbar handelt es sich bei den fraglichen Untersuchungen um eine unrichtige Deutung des sekundären Längsspalt, der entweder vorgetäuscht sein kann (*Levy* 1915) oder aber, was wahrscheinlicher ist, nur der Ausdruck einer jedem Chromosoma innewohnenden Eigenschaft ist, die sich in der Neigung zur doppelreihigen Anordnung der Einzel-elemente geltend macht. In diesem Falle bedeutet sie aber gewisser-

maßen nur eine phylogenetische Reminiszenz, die zu keiner wirklichen Trennung der sekundären Längshälften führt. Wie vor jeder Teilung, so würde sich auch in diesem Falle vor der zweiten Reifungsteilung eine Längsspaltung der Chromosomen vorbereiten; die Spalthälften entfernen sich jedoch nicht voneinander, sondern es erfolgt nur die Trennung der beiden Tetradenhälften an der Stelle des Querspalt, also der früheren endweisen Vereinigung.

Die anderen Theorien über die Reduktion.

Die Faltungstheorie.

Im schroffsten Gegensatz zu den eben geschilderten Tatsachen steht die Anschauung derjenigen Autoren, welche die Vierergruppen sich durch sekundäre Längsspaltungen zweier vorher parallel vereinigter Chromosomen bilden läßt. Sie erklärt zunächst die Entstehung der reduzierten Zahl der Chromatinelemente durch die Parallelkonjugation, eine Anschauung, die sich, wie schon gesagt, nur dann vertreten läßt, wenn die Zählung, was ja meistens geschieht, erst an den vollausgebildeten Tetraden nach der Pseudoreduktion vorgenommen wird. In diesem Zustand erhöht zwar die starke Konzentration des Chromatins die Uebersichtlichkeit des Zellbildes und erleichtert die zahlenmäßige Feststellung dadurch ganz wesentlich; allein gerade da ist der Querspalt und mit ihm die wahre Zusammensetzung der Tetraden meist am stärksten verdeckt. In der ersten Reifungsteilung weichen nach der betreffenden Anschauung die beiden konjugierten Chromosomen wieder auseinander, es ist die eigentliche Reduktionsteilung, während in der zweiten Teilung eine gewöhnliche Längsspaltung erfolgt, sie spielt sich also ganz in der Art einer gewöhnlichen Mitose ab, jedoch an der halben Normalzahl der Chromosomen.

Mit der Parallelkonjugation legen also ihre Verfechter in die Reifung der Keimzellen einen vollkommen neuen, sonst nirgends zu beobachtenden Vorgang, dessen Zweck in der innigen Aneinanderlagerung zweier homologer Chromosomen und dem dabei erfolgenden Austausch elterlichen Substanzen und Eigenschaften bestehen soll. Im Gegensatz dazu stellt die endweise Vereinigung eine Erscheinung dar, die wir in mehr oder weniger deutlicher Ausbildung im Stadium des Monospirems auch bei den somatischen Mitosen zahlreicher Objekte beobachten können, die sich bei der Reifung der Keimzellen nur in

besonderer Weise abwickelt und die sinngemäße Verteilung der Chromosomen bei der Reduktion auf die reifen Geschlechtszellen verbürgt. Die Unterschiede zwischen beiden Vorgängen sind, wie schon von mehreren Seiten betont wurde, grundlegender Art; die Verschiedenheit in der Anschauung beruht in letzter Linie darauf, daß die Anhänger der Parallelkonjugation den in der Reifung der Geschlechtszellen in der Prophase der ersten Teilung, wie bei jeder Mitose auftretenden Längsspalt für den Ausdruck der Vereinigung zweier Einzelelemente halten.

Trotz dieser scharfen Gegensätze ist in der letzten Zeit von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, die beiden Anschauungen durch Aufstellung einer dritten Theorie zu überbrücken. Kompromisse führen nie zu etwas Gutem, am allerwenigsten in der Wissenschaft, wenn sie zwei entgegengesetzte Anschauungen in Einklang bringen sollen. So hat auch hier der Versuch einer Vereinigung der endweisen mit der Parallelkonjugation in keiner Weise klärend gewirkt, sondern nur sehr deutlich gezeigt, daß diejenigen, welche einen solchen Versuch machen, sich über die Vorgänge der Reifung und vor allem ihre theoretische Bedeutung nicht ins Klare gekommen sind. Die Verfechter dieser Anschauung, so besonders Montgomery (1903/05) sowie Farmer und Moore (1904, 1905) nehmen an, daß die bivalenten Chromosomen sich unmittelbar von den „Bukettschleifen“ herleiten lassen, indem die anfänglich endweise vereinigten Chromosomen an der Verschmelzungsstelle abgeknickt und dadurch einander genähert werden. Diese ursprüngliche Näherung geht schließlich in eine Parallellagerung und gegenseitige Verschlingung über, wobei die „Abbiegung an der ursprünglichen Vereinigungsstelle“ so stark sein kann, daß hier schließlich ein Durchbrechen erfolgt und dadurch erscheinen die beiden Chromosomen schließlich parallel gelagert und lassen die ursprüngliche Entstehungsweise nicht mehr erkennen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Faltung oder nach Grégoire (1909) Repliment.

Die Amphymetasyndese.

Fast die nämlichen Verhältnisse nimmt Levy an, er läßt die Chromosomen im Bukettstadium sich mit ihren beiden Enden aneinanderlegen, auch im übrigen sich einander nähern, so daß auf

kürzere oder längere Strecken eine Parallelität der beiden Teile entsteht. „Eine parallele Konjugation dagegen, zumal mit Fusion, aus der ein Pachynema entsteht, das sich später durch Längsspaltung teilt und zur Amphitäne führt, muß ich mit Fick, Goldschmidt, Meves, Champy entschieden bestreiten, da ich dafür keine Anhaltspunkte finde.“ Diese „Amphimetasyndese“ Levys stellt aber im Grunde genommen prinzipiell den nämlichen Vorgang dar, wie ihn die Faltungstheorie annimmt, nur unter einem anderen Namen und beide sind im Prinzip ein und dasselbe, wie die Parallelkonjugation, nur daß bei ihnen keine so innige Vereinigung der beiden Hälften erfolgt wie dort. Alle diese Erklärungen laufen eben nur darauf hinaus, die bekannten zopf- und 8er-förmigen, in der halben Normalzahl vorhandenen Chromatinfiguren als *n* e b e n e i n a n d e r g e l a g e r t e Einzelchromosomen zu schildern, während sie in Wirklichkeit je zwei hintereinander gelagerte längsgespaltene, aber stark verkürzte Chromosomen darstellen. Bei einer Anschauung, wie sie von Kemnitz (1903), Levy und andere vertreten, ließen sich die Gegensätze zwischen endweiser und paralleler Vereinigung überbrücken, beide Autoren haben jedoch die Bildung der Stäbchentetraden, wie sie unter anderem auch hier beschrieben wurde, nicht richtig studiert. Selbst Grégoire gibt in seinem ausführlichen Referat (1910) über die Teilung der Geschlechtszellen ein falsches Schema von der endweisen Konjugation und beschreibt den Vorgang wie folgt: Das Spirem spaltet sich zunächst der Länge nach ¹⁾ „mais ce ne sont pas les deux moitiés résultant de ce clivage, qui vont devenir les deux branches diacinétiques Fig. 43 f. Celles ci ont une autre origine: le spirème dédoublé ne tarde pas à se segmenter transversalement en $n/2$ tronçons Fig. 43 e, formés chacun de deux chromosomes somatiques aboutés; en même temps ces tronçons se replient en forme d'anses plus ou moins orientées par rapport au centre du noyau (second contraction); puis le repliement s'accroissant, les deux branches de chaque anse — c'est à dire les deux chromosomes somatiques aboutés —, se rabbattent l'une sur l'autre, du moins généralement, arrivant à être parallèles ou même à s'entrelacer Fig. 43 f et deviennent ainsi les deux branches des gemini diacinétiques. Pendant ce temps la fente longitudinale peut s'oblitérer plus ou moins;

¹⁾ l. c. Seite 249.

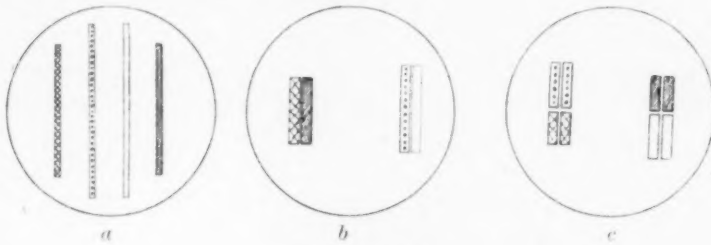
souvent elle s'oblitére complètement Fig. 43 e et f; de plus, une fente transversale se produit généralement au point où les deux chromosomes somatiques sont aboutés, c'est-à-dire au sommet de l'anse repliée Fig. 43 f."

Das was also von Grégoire als Metasyndese beschrieben wird, ist nichts anderes, als eine etwas modifizierte Faltungstheorie, nur haben die beiden endweise vereinigten und schließlich nebeneinander gelagerten Chromosomen anfangs eine Längsspaltung erfahren, die dann später wieder verschwindet. Der gleichen Anschauung schließt sich auch Levy an, der das Schema von Grégoire wiedergibt (Textabbildung 13 l. c.) und den Vorgang folgendermaßen beschreibt: „Der Spiremfaden kontrahiert sich, in ihm tritt manchmal prophasisch ein wiederverschwindender Längsspalt auf, die Kontraktion geht weiter (e) und führt zur Bildung von zweiarmligen Chromosomengruppen . . . Im allgemeinen wird aber von den Metasyndetikern der Vorgang in folgender Weise erklärt: Während oder schon vor dem Bukettstadium verkleben je 2 Chromosomen an ihren Enden (end to end, Telosynapsis Montgomery). Durch einen Querspalt oder durch Faltung (repliement) entstehen die Chromosomen à deux branches.“ Die Reifungsteilungen vollziehen sich dann so, daß die erste reduktionell, heterotypisch, die zweite äquationell, homöotypisch erfolgt; ein grundlegender Unterschied zwischen der parallelen Konjugation und endweisen Konjugation bestünde also wirklich nicht, wie dies ja auch Grégoire annimmt.

Die grundsätzlichen Unterschiede zwischen paralleler und endweiser Konjugation.

Im allgemeinen sollte man doch denken, daß man eine Anschauung, bevor man sie zu widerlegen sucht, gründlich studiert und vollkommen über sie ins Klare kommt, dies ist jedoch in bezug auf die Metasyndese weder von Grégoire noch von Levy geschehen. Der grundlegende Unterschied zwischen den beiden Auffassungen besteht, wie ich schon des öfteren betont habe, nicht so sehr in der verschiedenen Auslegung der Vorgänge, die sich während der polaren Orientierung des Knäuels abwickeln, sondern in erster Linie in der verschiedenen Deutung des Längsspaltess der reduzierten Chromosomengruppen. Ist er der Ausdruck der parallelen Lagerung

zweier verschiedener Chromosomen, dann ist die erste Teilung in jedem Fall reduktionell, heterotypisch und die zweite, die dann eine Längsspaltung der beiden Chromosomen voraussetzt, homöotypisch, äquationell, obwohl sie sich nur an der halben Chromosomenzahl vollzieht. Ist der Längsspalt dagegen, wie es die endweise Vereinigung der Chromosomen fordert, der Ausdruck einer Längsspaltung, einer richtigen Teilung, ähnlich der, wie sie bei jeder Mitose zu beobachten ist, dann verläuft die erste Teilung, falls nicht der von Korschelt geschilderte Fall eintritt, homöotypisch, äquationell, die zweite aber ist die heterotypische Reduktionsteilung, die an der Stelle des Querspaltes, des Vereinigungsortes der beiden Chromosomen erfolgt. Darin besteht also der grundlegende Unterschied in den beiden Auffassungen, der sich durch keinerlei Hilfhypothesen oder Kompromisse, wie sie die Faltungstheorie und die Amphymetasyndese darstellen, überbrücken läßt.



Textabb. 16.

Um alle Zweifel zu beheben, habe ich in beifolgender Textabbildung Nr. 16 die beiden Vorgänge rein schematisch dargestellt. 16 a zeigt eine Gonocyte am Ende der Wachstumsperiode, in ihr sind 4 Chromosomen vorhanden, von denen je 2 gleich lang sind, also nach der Anschauung mancher Untersucher als homolog bezeichnet werden können. Die verschiedenen Chromosomen sind durch verschiedene Arten der Zeichnung wiedergegeben, so daß sie sich in Abbildung 16 b und 16 c, trotz der Veränderung in der äußeren Form, wiedererkennen lassen. 16 b zeigt nun die Chromosomengruppen unmittelbar vor der ersten Reifungsteilung in einer Anordnung, wie sie sich bei der Parallelkonjugation, bei der Faltungstheorie und bei der Amphimetasyndese ergeben muß. Je 2 gleich-lange Chromosomen bilden eine Gruppe und liegen zueinander parallel, die Teilung erfolgt im Längsspalt, trennt also einfach die

konjugierten Chromosomen wieder voneinander. Abbildung 16 c dagegen gibt den Bau der Tetraden wieder, wie er aus einer endweisen Vereinigung der Chromosomen resultiert. Der Unterschied ist in den vorhergehenden Ausführungen deutlich genug auseinander-gesetzt worden und geht auch klar aus dem Schema hervor. Die endweise Konjugation ermöglicht dabei eine Vereinigung nicht nur gleichlanger Chromosomen, die man vielleicht als homolog bezeichnen kann, sondern auch solcher von ungleicher Länge, also wahrscheinlich heterologer Gebilde. Auch hier besteht jede Tetrade aus 2 Chromosomen, die jedoch zum Unterschied vom ersten Fall hintereinander gelagert sind. Die erste Teilung erfolgt auch hier in der Richtung des Längsspalt und halbiert jedes einzelne Chromosoma während erst durch die zweite Teilung die Trennung der konjugierten Chromosomen in der Richtung des Querspalt erfolgt.

Die Annahme der Parallelkonjugation setzt außerdem voraus, daß in jeder reifenden Gonocyte je 2 Chromosomen gleich lang sind, denn nur solche können ja parasyndetisch miteinander verbunden werden. Ein solches Verhalten ist jedoch bisher keineswegs bewiesen, ja die Untersuchungen Rabl's am Askarisei zeigen sogar recht deutlich, daß alle in einer Zelle vorhandenen Chromosomen von verschiedener Länge sein können; die Unterschiede sind zum Teil recht beträchtlich, wiewohl man fraglos 2 längere und 2 kürzere Chromosomen unterscheiden kann. Obwohl aber Rabl selbst zugibt, daß häufig ein einzelnes Chromosoma ganz besonders lang ist und keinen gleich großen Partner besitzt, so nimmt er doch an, daß die beiden längeren und kürzeren Chromosomen jeweils einander homolog sind. Seine Hypothese stützt sich also ausschließlich auf theoretische Erörterungen und nicht auf morphologische Befunde.

Die Anwesenheit des Querspalt in den Tetraden allein, die auch bei einer ganzen Reihe von Objekten, bei denen nach Ansicht der Untersucher eine Parallelkonjugation stattfindet, sehr deutlich zu erkennen ist, so z. B. bei *Ascaris canis* (Marcus 1906), oder die scharfe Knickung, welche die beiden Längshälften der Tetraden an der ursprünglichen Vereinigungsstelle in den Telophasen der ersten Teilung bei fast allen Lebewesen, Tieren sowohl als auch Pflanzen, erfahren, weisen deutlich genug darauf hin, daß an dieser Stelle eine Durchtrennung in der zweiten Teilung erfolgt. Da wir aber nicht dazu berechtigt sind, für sie eine Querhalbierung der

ganzen Chromosomen anzunehmen, denn eine solche bedeutete einen Vorgang, der zu stark im Widerspruch stände mit allem, was wir bisher über den Mechanismus der Teilungen wissen, so bleibt keine andere Deutung übrig, als die der Trennung ursprünglich endweise konjugierter Chromosomen, und nur durch sie können auch diejenigen Fälle erklärt werden, bei denen in den jungen Gonocyten die Normalzahl der Chromosomen als längsgespaltene Gebilde vorhanden sind, oder sollen wir hier gleichfalls eine Parallelkonjugation annehmen? Wie ließe sich dann die durch den Längsspalt bedingte Verdoppelung der Einzelelemente erklären? Im Gegensatz dazu läßt sich der an den Chromosomenhälften in der Telophase der ersten Teilung häufig erkennbare sekundäre Längsspalt leicht in der Weise deuten, wie ich es oben getan, in welchem Falle es keineswegs an ähnlichen Beispielen bei körperlichen Mitosen fehlt.

Die erste Reifungsteilung.

In der ersten Teilung erfolgt eine Trennung der Chromosomenlängshälften, während die endweise vereinigten Tetraden, also die miteinander verschmolzenen Hälften zweier konjugierter Chromosomen vereinigt bleiben. Sie verändern jedoch ihr gegenseitiges Lageverhältnis und erscheinen schließlich im Tochterstern nicht mehr hintereinander, sondern parallel gelagert. Diese Umgruppierung ist wohl in erster Linie eine Folge des Zuges der Spindelfasern, die sich nur an den konjugierten Enden der Chromosomen anheften und an dieser Stelle die beiden Längshälften auseinanderziehen. Dadurch entstehen die bekannten rauten- und ösenförmigen Figuren, die ja in der Gonocytogenese des Tier- und Pflanzenreiches schon bei sehr zahlreichen Objekten beschrieben, aber meist anders gedeutet wurden. Es erübrigt sich, hier nochmals auf alle diese Befunde einzugehen, ihre Beurteilung ergibt sich aus dem im vorigen Abschnitt Gesagten.

Die erste Reifungsteilung ist also eine Aequationsteilung. Nach der ganzen Entstehung der Vierergruppen stand ja ein solches Verhalten zu erwarten. Allerdings hätte auch die Möglichkeit bestanden, daß jeweils die beiden zu einer Tetrade vereinigten Chromosomen in der ersten Reifungsteilung wieder getrennt würden. In diesem Falle wäre die erste Teilung eine Reduktionsteilung in der Art, wie dies K o r s c h e l t (1895) für *Ophryotrocha* schildert,

außerdem Henking (1891) für die Eibildung der Feuerwanze, Paulmier (1898/99) und Montgomery (1898/99) für *Anasa* und *Euchistus*. In allen diesen Fällen besteht jedoch die Möglichkeit, daß die weitgehenden Umgestaltungen, welche die Tetraden infolge der starken Konzentration des Chromatins und später unter dem Einfluß des Zuges der Spindelfaser erleiden, zu Täuschungen geführt haben. Die Form der Vierergruppen verändert sich ja während des Auseinanderrückens der Chromosomen in der Art, daß der ursprüngliche Längsspalt sich verkürzt, der Querspalt sich aber verlängert, bis schließlich in bezug auf die Länge zwischen beiden das umgekehrte Verhältnis wie ehemals besteht. Werden nun diese Umgestaltungen selbst nicht beobachtet, sondern nur ihr Endergebnis, so kann die Anschauung entstehen, welche die eben genannten Forscher vertreten. Besonders für *Anasa tristis* scheint mir nach den Abbildungen, die Paulmier (1899) gibt, die Möglichkeit einer solchen Täuschung gegeben. Beim Olm kann die Möglichkeit einer Reduktion in der ersten Teilung schon ganz allein auf Grund der Art und Weise, wie die Tetraden in den Äquator der ersten Teilung eintreten, mit völliger Sicherheit ausgeschlossen werden.

Bei der Diakinese zeigt sich wieder sehr deutlich die ungleiche Größe der beiden konjugierten Chromosomen, indem die beiden Hälften jeder Tetrade zu ganz verschiedenen Zeitpunkten auseinanderweichen. Auch dieser Vorgang wurde schon häufig beschrieben, so besonders auch im Pflanzenreiche bei *Lilium speciosum* von Grégoire (1899), bei *Lilium Martagon* von Strasburger (1900), vom gleichen Forscher auch bei einer Reihe anderer Objekte, im Tierreich auch besonders in der Spermatogenese der Amphibien. Meist wurde von den betreffenden Forschern der Teilungsvorgang jedoch anders gedeutet; sie erblickten in der ersten Teilung eine Trennung der beiden früher parallel konjugierten Chromosomen, die durch den Zug der Spindelfasern stark abgeknickt werden.

Bei *Proteus* erfahren die konjugierten Chromosomenhälften der Präspmatiden eine Trennung an der Stelle des früheren Querspaltes und liegen dann isoliert paarweise nebeneinander, wobei ihre ungleiche Größe deutlich zur Anschauung kommt und sicher beweist, daß es sich um keine Längsspaltung eines einzelnen Chromosoma handeln kann. Manchmal lassen sich jetzt an ihnen die An-

deutungen eines Längsspalt es erkennen. Die Chromosomen sind in der Normalzahl vorhanden und aus dieser Feststellung geht im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die nebeneinander gelagerten Gebilde ungleich groß sind, deutlich genug hervor, daß die erste Teilung eine homöotypische Aequationsteilung ist.

Die Präspmatiden.

Ausbildung der Kerne.

Nach einem anfänglichen Zusammenrücken, das wohl unter dem Einfluß des Centriol erfolgt, weichen dann die Chromosomen wieder auseinander und erscheinen nunmehr durch Linienbrücken verbunden, eine Kernmembran bildet sich, das Chromatin verteilt sich und so kommt es zur Ausbildung der Präspmatidenkerne. Sie zeigen einen Bau, wie wir ihn sonst in den Ruhekernen der Zellen finden, allerdings ist die Lage der einzelnen Chromosomen meistens durch eine dichtere Anhäufung der Chromatinklumpen gekennzeichnet. Ob wir allerdings berechtigt sind, hier von einem tatsächlichen Ruhezustand zu sprechen, mag noch entschieden werden. Wir können ja im Leben jeder Zelle verschiedene Abschnitte und Funktionen unterscheiden. Gleich nach der Entstehung aus der Mutterzelle, gleichgültig ob diese nun durch direkte oder indirekte Mitose erfolgt, verteilt sich bei jeder somatischen Zelle das Chromatin in bestimmter Weise im Kerne, Protoplasma und Kern wachsen heran, bis beide die ihnen zukommende Größe erlangt haben. Dann teilen sie sich wieder oder aber sie verharren in dem erlangten Zustand längere Zeit und erfüllen inzwischen diejenigen Funktionen, zu denen sie auf Grund ihrer physiologischen Eigenart befähigt sind, so lange, bis sie sich wieder in zwei Tochterindividuen teilen oder zugrunde gehen. Dabei verändert der Kern seinen Bau wenig oder gar nicht mehr, wohingegen das Protoplasma tätig ist; es sondert spezifische Substanzen ab, die teils wieder besondere physiologische Funktionen übernehmen, teils aber auch als Exkrete ausgeschieden werden. Den Zustand des Kernes nun, der zwischen zwei Teilungen oder zwischen der letzten Teilung und dem Zelltod gelegen ist, bezeichnet man im allgemeinen als den Ruhezustand, wohl weil während seines Bestehens sich keine wesentlichen anatomischen Veränderungen an ihm abspielen. Die spezifische Tätigkeit der Zelle findet ja gewöhnlich keinen sinn-

fälligen Ausdruck in Veränderungen der Kernstruktur, sondern nur in der des Plasmas. Die Bezeichnung Ruhe bezieht sich demnach nur auf die nicht nachweisbaren Veränderungen im anatomischen Bau des Kernes, in eigentlicher vollkommener Ruhe befindet sich ja die lebende Zelle niemals, abgesehen vielleicht von einzelligen Wesen im Zustande der Encystierung.

In ihrem äußeren Bau gleichen nun die Kerne der PräspERMATIDEN fast vollkommen denjenigen solcher Ruhezellen und trotzdem sind wir bei ihnen wohl kaum berechtigt, von eigentlichen Ruhekerne zu sprechen, da der fragliche Zustand keine Bildung von längerer Dauer, sondern lediglich eine kurze Phase des fortlaufenden Entwicklungsganges darstellt, die unmittelbar nach ihrer Ausbildung kontinuierlich in die nächste Phase übergeht; es erfolgt ja sofort die erneute Rekonstruktion der Chromosomen. Die Telophase der ersten Reifungsteilung geht also kontinuierlich in die Prophase der zweiten Reifungsteilung über und während dieser fortlaufenden Entwicklung nimmt der Kern in einem gewissen Zeitpunkt das nämliche Aussehen an, wie es die Ruhekerne anderer Zellen bieten. Nur in diesem Sinne dürfen wir also von Ruhekerne der PräspERMATIDEN sprechen.

Andere Mitteilungen über die PräspERMATIDENruhekerne.

Bei Säugetieren und Vögeln.

Ihr Vorkommen zwischen den beiden Reifungsteilungen ist vom theoretischen Standpunkt aus betrachtet von allerhöchster Bedeutung und trotzdem wird ihnen von seiten der meisten Untersucher nicht die geringste Beachtung geschenkt, ja eine ganze Anzahl von Forschern bestreitet das Vorkommen der Ruhekerne in den PräspERMATIDEN vollkommen. Daß dazu aber keinerlei Berechtigung besteht, will ich im folgenden in Anbetracht der hohen Bedeutung, die diesem Gegenstand zukommt und mit Rücksichtnahme auf die unverdient geringe Beachtung, die er erfahren hat, etwas ausführlicher darlegen.

Der erste, der die Ruhekerne der PräspERMATIDEN beschrieben hat, ist von Ebner. Schon in seiner ersten Arbeit über die Spermatogenese der Ratte (1871) weist er nach, daß die Spermato-

cyten oder wie er sich ausdrückt Henleschen Zellen zwei Teilungen rasch nacheinander durchmachen; zwischen beiden tritt eine Rekonstruktion des Kernes ein. Diese Erscheinung hält v o n E b n e r für ganz selbstverständlich und betont sie deshalb auch nicht stärker, da ja die eigentlichen Vorgänge der Reifungsteilungen damals noch unbekannt waren und es also ganz einleuchtend erschien, daß auch nach der ersten Mitose der „Henleschen Zellen“ wie nach jeder anderen Mitose eine Rekonstruktion des Kernes erfolgte. Auch in seiner späteren Abhandlung (1888) weist v o n E b n e r auf die nämlichen Elemente hin und gibt wieder Abbildungen von ihnen (Abb. 10 h, 23 l. c.).

„Nach genauer Prüfung des sehr schwierigen Gegenstandes“ am nämlichen Objekt schloß sich dann v o n L e n h o s s é k (1898) der Ebnerschen Auffassung an, daß die Spermatocyten sich zweimal nacheinander teilen. „Der überzeugendste Beweis für ihre Richtigkeit liegt für mich in der Tatsache, daß man in der Nähe dieser Mitosen, namentlich der großen, oft auch eingesprengt zwischen ihnen eine spermatidenähnliche, ziemlich große besondere Zellform findet mit vollkommen ruhendem Kern“ (im Original nicht gesperrt gedruckt), die man auf keine andere Weise erklären kann, als indem man annimmt, daß sie die ruhende Zwischenform darstellt zwischen erster und zweiter, zwischen großer und kleiner Mitose.“ L e n h o s s é k meint auch, man müsse diese Gebilde, wie es ja später durch W a l d e y e r tatsächlich geschah, als Spermatocyten zweiter Ordnung bezeichnen, zieht es aber vor sie, „da sie sich schon mehr dem Spermatidentypus anschließen“ nach ihrem Entdecker „von Ebnersche Zellen“ zu nennen. Unter dieser Bezeichnung tauchen die Ruhekerne der Präspematiden in der Folgezeit da und dort in der Literatur auf, auch W a l d e y e r (1906) erwähnt sie in seinem zusammenfassenden Referat, desgleichen S c h ö n f e l d (1900/01), der die nämlichen Gebilde im Hoden von *Bos taurus* gefunden hatte. R e g a u d (1901) konnte die fraglichen Gebilde gleichfalls in großer Anzahl im Hoden der Ratte nachweisen, so daß über ihr Vorhandensein bei dieser Tierart, da es von drei Seiten (E b n e r, L e n h o s s é k, R e g a u d) bestätigt ist, wohl kein Zweifel bestehen kann. Weiterhin beschreibt sie K i r i l l o w (1912) beim Pferd; er macht allerdings nur sehr kurze Angaben darüber, aus denen jedoch ganz deutlich zu ersehen ist, daß es sich um Ausbildung eines Ruhestadiums

handelt. Die meisten anderen Arbeiten, welche die Spermatogenese der Säugetiere behandeln, beschäftigen sich in erster Linie mit anderen Fragen und widmen deshalb der Feststellung der Prä-spermatidenruhekerne keinerlei Aufmerksamkeit. Doch konnte sie B e n d a (1902 a) in der Spermatogenese von Monotremen zweifellos nachweisen, er gibt auch Abbildungen von ihnen und folgende Beschreibung: „Der Kern geht aber in ein völliges Ruhestadium über und erhält einen Nucleolus und unregelmäßige Chromatinbrocken“. Auch bei Marsupialiern fand B e n d a die nämlichen Gebilde. „Besonders ist das eingeschaltete Ruhestadium der Spermiocyten zweiter Ordnung (Ebnersche Zellen, Prä-spermatiden) auf das beste ausgeprägt.“ Desgleichen beschreibt sie J o r d a n (1912) im Hoden des Opossum (*Didelphys virginiana*).

Bei den verschiedensten Entenarten weist S c h ö n e b e r g (1913) die Ausbildung von Ruhekernen in den Prä-spermatiden nach, die durch ihre außerordentlich kurze Lebensdauer ausgezeichnet sind. Weitere Mitteilungen über Vögel konnte ich in der Literatur nicht finden, doch konnte ich selbst die fraglichen Formen im Hoden der Dohle (*Coläus monedula*) gleichfalls erkennen. Ueber Reptilien fehlen diesbezügliche Mitteilungen, was wahrscheinlich darin seine Begründung hat, daß ihre Spermatogenese wie die der Sauropsiden überhaupt wohl hauptsächlich wegen der geringen Größe der Zellelemente nur äußerst selten zum Ausgangspunkt wissenschaftlicher Untersuchungen gemacht wird. Anders verhält es sich mit den Amphibien und bei ihnen finden sich dementsprechend auch zahlreiche Angaben über die fraglichen Zellen.

Bei Amphibien.

M e v e s (1897) fand in der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*, daß sich die zweite Reifungsteilung unmittelbar an die erste anschließt, ohne daß ein eigentliches Ruhestadium des Kernes durchlaufen wird; er gibt aber in Abbildung 71 (l. c.) ein Stadium der Prä-spermatiden wieder, bei welchem in 2 nebeneinanderliegenden Zellen die Kerne vollkommen ausgebildet sind. Allerdings sind in ihnen die durch Linienbrücken verbundenen Chromosomen deutlich als Einzelgebilde zu erkennen. Dagegen weist J a n s s e n s (1901) das fragliche Stadium bei Triton nach, allerdings nicht bei allen untersuchten Individuen in gleicher Ausbildung, sondern bei den

einzelnen Tieren ist das Undeutlichwerden der Chromosomen stärker, bei anderen weniger stark zu erkennen. Nach Ansicht des Autors ist die stärkere oder schwächere Ausbildung der von Ebnerschen Zellen bedingt durch die Schnelligkeit, mit der die beiden Reifungsteilungen aufeinander folgen und diese wieder steht in unmittelbarer Abhängigkeit von der Jahreszeit. Im Sommer nämlich, wenn sich die beiden Mitosen sehr rasch nacheinander abwickeln, bildet sich kein eigentlicher Ruhekern aus, im Anfang des Frühjahrs dagegen, wo die Entwicklungsvorgänge wesentlich langsamer vor sich gehen, kommt es stets zur Ausbildung richtiger PräspERMATIDENruhekerne, in welchen die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden eine so vollkommene ist, daß jeder Nachweis einzelner Chromosomen unmöglich wird. Beim Wiedererscheinen zeigen die Chromosomen dann die nämlichen Formen und Lageverhältnisse, wie nach den Telophasen der ersten Teilung, als deutlichen Beweis ihrer Kontinuität während der Zeit ihres Undeutlichwerdens.

Cham py (1913) äußert sich über die fragliche Zellform wie folgt: „La première division de maturation peut être ou ne pas être suivi d'un intervalle de repos intercinétique plus ou moins marqué. L'existence et la longueur de ce repos sont contingentes. Non seulement, on observe d'espèce à espèce des variations à cet égard, mais on voit aussi des variations individuelles.“ Er bestätigt auch die Angaben von Janssens, daß das Ruhestadium im Vorfrühling besser zur Ausbildung kommt und länger dauert als im Sommer. Die Chromosomen der Telophasen der ersten Reifungsteilung verteilen sich im Kern, der Kernsaft färbt sich dunkler. Bei Salamandra und Triton kommt es jedoch zu keinem völligen Verschwinden der Chromosomen (mit Meves gegen Janssens), diese erfahren vielmehr bald wieder eine Verdichtung ihrer Substanz und rücken in die zweite Teilung ein, wo ihre Trennung in einem Längsspalt erfolgt, der schon vor der Ausbildung der Ruhekerne sichtbar war.

Anders bei den Anuren (*Bombinator*, *Alytes*, *Rana*); hier tritt eine völlige Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden ein, ja es treten sogar in einzelnen Fällen Nucleolen auf, so daß das Bild des Ruhekernes ein vollkommenes ist. Beim Beginn der zweiten Reifungsteilung erfolgt die Rekonstruktion der Chromosomen häufig nicht unmittelbar, sondern es bildet sich zunächst ein feiner kontinuierlicher, meist längsgespaltener Faden aus, der manchmal eine

Orientierung gegen die Sphäre, ähnlich wie im „Bukettstadium“ zeigt. In den meisten Fällen ist der Längsspalt an ihm von der Zeit des Entstehens an zu erkennen. Im Gegensatz dazu bestreitet Levy (1915) die Ausbildung eines Ruhekernes bei Prä spermatiden auf Grund seiner Untersuchungen an *Rana esculenta* und meint, Champy habe ganz junge Spermatocyten mit den fraglichen Gebilden verwechselt. Desgleichen betont King (1907) ausdrücklich, daß bei *Bufo lentiginosus* kein Ruhestadium zwischen die beiden Reifungsteilungen eingeschoben ist.

Beim Olm besteht, wie schon erwähnt, kein Zweifel über das Vorhandensein von Prä spermatidenruhekernen; sie liegen in größeren und kleineren Gruppen zwischen den Gruppen der beiden Reifungsteilungen, meist mit ihnen in einer Ampulle vereinigt. Ausnahmsweise kann man auch in einer Cyste mit zweiten Reifungsteilungen noch einen oder den andern Kern im fraglichen Stadium vorfinden. Schon die topographische Lage im Hoden schließt hier also eine Verwechslung mit jungen Spermatocyten erster Ordnung aus, von den jüngsten Spermatiden unterscheidet sie gleichfalls die Lage und außerdem der recht bedeutende Größenunterschied der Kerne.

Bei wirbellosen Tieren.

Ueber die Spermatogenese der Fische finden sich keine Angaben in der Literatur¹⁾, dagegen geht aus einer ganzen Anzahl der Arbeiten über die Samenentwicklung der Evertebraten gleichfalls mit Deutlichkeit hervor, daß auch hier in einzelnen Fällen die Chromosomen der Telophasen der ersten Reifungsteilung nicht unmittelbar, sondern erst nach Einschaltung eines ruhekernähnlichen Stadiums in die zweite Teilung eintreten. So ist z. B. bei *Gryllus domesticus* nach den Angaben von Gutherz (1907) das interkinetische Ruhestadium vorhanden, allerdings sind hier die Chromosomen trotz der gut entwickelten Kernmembran immer noch deutlich als Einzelindividuen zu erkennen, es kommt also nicht zur Bildung eines Kernreticulums und deshalb bezeichnet Baumgartner (1904) diesen Zustand recht treffend als „Semi-resting Stage“. Auch Buchner (1909) findet in der Spermatogenese von Orthopteren das fragliche Ruhestadium. Die Chromosomen lösen sich hier im Prä spermatidenkern zu einem richtigen

¹⁾ Mit Ausnahme der weiter unten erwähnten Arbeit über *Myxine*.

Reticulum auf, in dem man allerdings leicht die dicken Einzelchromosomen, ja sogar ihren Längsspalt erkennen kann. Auch hier dauert aber der fragliche Zustand nicht lang an, die seitlichen Ausläufer werden bald wieder eingezogen und dadurch die völlige Rekonstruktion der Chromosomen bewirkt. Ganz ähnliche Verhältnisse schildert das Ehepaar Schreiner (1908 b) bei *Myxine*.

Auch Meves (1907) stellt in der Spermiogenese der Honigbiene ein derartiges Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen fest: „Der Kern ist meist etwas länglich, mit abgerundeten oder zugespitzten Enden, seine Kontur häufig eingebuchtet. Die Chromosomen, welche sich an einer Stelle des Kerninnern zu einem Komplex vereinigt hatten, scheinen in eine Art Gerüst übergegangen zu sein.“ Meves nimmt aber an, daß trotzdem die Doppelkugeln, welche die Chromosomen darstellen, während dieses Stadiums ihre Individualität bewahren, eine Auffassung, die sich mit seiner sonstigen Anschauung über die Kontinuität der Chromosomen nicht recht in Einklang bringen läßt. Weiterhin weist Arnold (1909) das Stadium bei *Planaria* nach.

Im Gegensatz dazu stehen aber die Mitteilungen einiger anderer Forscher, welche das Bestehen des fraglichen Ruhestadiums bei den von ihnen untersuchten Objekten aufs bestimmteste bestreiten, so besonders Rappéport (1917), welcher die Spermatogenese von Süßwassertrichladen untersuchte, und Schleip (1907) auf Grund seiner Studien an Planarien. Für diese letztere Tierart gehen also die Ansichten wieder auseinander (Schleip - Arnold) und immer tritt dabei die Meinung hervor, die betreffenden Zellformen seien nichts anderes als junge Spermatocyten erster Ordnung, die wegen der Aehnlichkeit in Größe und Form zu Verwechslung führen könnten. Gegen diese Annahmen, die besonders von Rappéport, Schleip und Levy geäußert werden, können aber die Befunde bei *Proteus*, wo eine solche Verwechslung ausgeschlossen ist, angeführt werden, und vor allem die Mitteilungen von Meves über *Apis mellifica*, wo die besondere Form der Zellen und in erster Linie die Anwesenheit der in der ersten Reifungsteilung ausgestoßenen Knospen eine solche Verwechslung vollkommen unmöglich macht.

Zusammenfassung.

Diese Zusammenstellung, die nur einige Beispiele herausgreift, ein Eingehen auf die gesamte diesbezügliche Literatur würde zu

weit führen, zeigt nun folgendes: Bei den Säugetieren ist die Ausbildung eines Präspmatidenruhekerneln Regel, alle Untersucher, die sich überhaupt mit der Frage beschäftigt haben, bestätigen ihr Vorkommen und zwar bei den verschiedensten Arten, so daß über die Allgemeingültigkeit des Vorhandenseins wohl kein Zweifel bestehen kann. Das nämliche dürfen wir wohl auch für die Vögel annehmen, wo die Angaben Schönebergs und meine Untersuchungen vollkommen übereinstimmen. Die Anwesenheit bei zwei so entfernten Arten (Ente und Dohle) läßt wohl auch hier den nämlichen Schluß zu wie bei Säugetieren, zumal er durch keinerlei andere Befunde widerlegt ist. Für die Reptilien fehlt es an entsprechenden Beobachtungen, ebenso für die Fische.

Bei den Amphibien ist das Stadium für die meisten Arten zweifellos nachgewiesen, nur für wenige wird seine Existenz bestritten. Dies mag damit zusammenhängen, daß, wie die Mitteilungen von Janssens und Champy über die verschieden lange Dauer in den einzelnen Jahreszeiten zeigen, der Nachweis der interkinetischen Ruhekerne hier vielfach vom Zufall abhängig ist. Die meisten Untersuchungen über die Reifungsteilungen der Amphibien werden ja an Sommerhoden ausgeführt, in denen die massenhaft vorhandenen Mitosen die Arbeit erleichtern. Aber gerade in ihnen dauert der fragliche Zustand nur sehr kurz und kann deshalb leicht übersehen werden bzw. er fehlt tatsächlich in dem einen oder anderen Einzelfall, da ja keineswegs alle Formen, welche der Kern der reifenden Geschlechtszelle während seiner Entwicklung durchläuft, in jeder Gonade gleichzeitig vorhanden sein müssen. Es gelingt vielmehr häufig erst nach Durchmusterung der Präparate von sehr zahlreichen Individuen das eine oder andere fehlende Stadium aufzufinden. Schon aus diesem Grunde ist es unbedingt notwendig, Untersuchungen über die Gonocyotogenese nicht nur an einigen wenigen in einer bestimmten Jahreszeit erbeuteten Tieren auszuführen. In diesem Sinne sind wohl die Angaben von Meves bei Salamandra und besonders diejenigen von Champy und King zu erklären. Ganz ähnliche Verhältnisse dürften wohl auch bei den Evertibraten vorliegen, wiewohl hier die äußerst gründliche Bearbeitung, welche die Spermatogenese einzelner Species erfahren hat, die Möglichkeit des Fehlens der „Ebnerschen Zellen“ wahrscheinlicher erscheinen läßt. In vielen Fällen mag es hier sicherlich stets, so wie in den Sommerhoden der

Amphibien, nur zur ganz flüchtigen Ausbildung einer Kernmembran kommen, innerhalb derer die Chromosomen keinerlei Veränderungen erfahren.

Aus der obigen Zusammenstellung ergibt sich ja ohne weiteres, daß das interkinetische Ruhestadium in der Spermatogenese um so länger dauert und umso vollständiger ausgebildet ist, je höher die betreffende Art in der Tierreihe steht. Bei den Evertebraten ist es nur sehr kurz, es findet keine oder eine nur ganz unbedeutende Verteilung des Chromatins auf das Kerngerüst statt, bei Amphibien dauert es je nach der Jahreszeit länger oder kürzer und entsprechend seiner Dauer ist die Chromatinverteilung eine mehr oder weniger vollkommene, bei Vögeln oder Säugetieren kommt es stets zur völligen Ausbildung richtiger Ruhekerne. In der Oogenese ist etwas Ähnliches bisher noch nicht beschrieben, hier treten die Chromosomen vielmehr stets unmittelbar aus der Telophase der ersten in die Prophase der zweiten Reifungsteilung ein. In diesem Punkte besteht also ein grundlegender Unterschied zwischen der Entwicklung der Ei- und Samenzellen, auf den aber merkwürdigerweise noch von keiner Seite hingewiesen worden ist. Allerdings spielen sich ja die Reifungsteilungen an den Eiern der höheren Tiere sehr rasch nacheinander ab, und zwar bei den Warmblütern erst nach der Loslösung aus dem Ovar, wodurch die Beobachtung sehr wesentlich erschwert ist. Dies mag es auch erklären, daß sich in der Literatur nirgends eine lückenlose Beschreibung der Reifungsvorgänge des Säugetier- oder Vogeleies findet, es handelt sich vielmehr stets um die Aneinanderreihung von Einzelbildern, die mehr oder weniger entfernt liegende Stadien darstellen, wobei die Zwischenräume durch Analogieschlüsse auf Grund der an niederen Tieren gewonnenen Erfahrungen ausgefüllt werden. Diese sind allerdings derartig gefestigt und erstrecken sich zum Teil auf die unmittelbare Beobachtung der Vorgänge am lebenden Ei, so daß an ihrer Richtigkeit kein Zweifel bestehen kann.

Im Gegensatz dazu sind wir in der Spermatogenese niemals in der Lage, die Vorgänge direkt zu beobachten, sondern stets auf die Zusammenstellung der in Schnittbildern fixierter Hoden gefundenen Stadien angewiesen, und dieser Umstand mag mit zur Erklärung der Tatsache beitragen, daß die interkinetischen Kerne von einigen Forschern für Spermatocyten erster Ordnung gehalten werden. Wie dem aber auch sei, für einzelne Tierspezies, so be-

sonders Säugetiere, Vögel und zahlreiche Amphibien kann an der Existenz des interkinetischen Präspmatidenruhekernes kein Zweifel bestehen.

Das Reduktionsproblem.

In der neuesten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte (1915) äußert sich Oskar Hertwig über die Ursachen der Reduktion folgendermaßen: „Der Reifungsprozeß besteht nun darin, daß die in einer Vierergruppe vereinigten Chromosomen auf 4 Zellen verteilt werden, von denen jede ein Chromosom erhält. Es geschieht dies durch zwei Zellteilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, ohne daß der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht und ohne daß dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Chromosomen eintritt.“ Schon Boveri und Rückert haben darauf hingewiesen, daß durch eine solche Annahme nur die Herabsetzung der Chromatinmasse, nicht aber der Chromosomenzahl erklärt wird. Die Halbierung der Chromatinmenge bedarf aber gar keiner besonderen Erklärung, ist sie doch ein Vorgang, den wir bei jeder somatischen Mitose beobachten können, wo in jede Tochterzelle zunächst nur die Hälfte der in der Mutterzelle vorhandenen Chromatinmenge gelangt. Ganz abgesehen davon ist aber die Hertwigsche Erklärung der Reduktion für die Samenzellen unzutreffend, denn sie berücksichtigt nicht die Tatsache, daß, wie ich eben an Hand der Literatur und auf Grund meiner eigenen Untersuchungen nachgewiesen habe, tatsächlich bei einer ganzen Reihe von Tieren die Präspmatiden zwischen den beiden Reifungsteilungen den bläschenförmigen Zustand des Kernes herstellen, sie läßt sich also nur auf die Eireifung anwenden. Bei der überaus großen Ähnlichkeit, welche die Reifungsvorgänge der Keimzellen in den beiden Geschlechtern zeigen und bei der hohen biologischen Bedeutung, welche diesen Vorgängen zukommt, müssen wir aber wohl annehmen, daß für die Ei- und Samenentwicklung trotz einiger unbedeutender äußerlichen Unterschiede die Reifungsvorgänge selbst, also auch die Ursachen, welche die Chromatinreduktion bedingen, die nämlichen sind. Daraus ergeben sich nun zwei Folgerungen:

1. Die Hertwigsche Erklärung der Reduktion kann, da sie für die Samenentwicklung nicht zutrifft, auch für die Eientwicklung keine Anwendung finden und

2. das interkinetische Ruhestadium der Präspmatiden in der Samenentwicklung stellt einen Vorgang dar, der auf die Reduktion selbst ohne jeden Einfluß ist.

Auf den ersten Blick mag es wohl den Anschein haben, als ob in diesen beiden Sätzen ein gewisser Widerspruch liege, dem ist jedoch nicht so. Was zunächst die Reduktion als solche betrifft, so ist sie ein Vorgang, der seine Begründung in der ganzen Physiologie der Geschlechtszelle hat und nicht in der Tatsache der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen ohne zwischengeschobenes Ruhestadium. Er bewirkt die Halbierung der Chromosomenzahl, die dann nur durch die Befruchtung wieder auf die Normalzahl ergänzt werden kann, eine Halbierung der Chromatinmenge tritt ja, wie schon erwähnt, bei jeder Mitose ein und jede Zelle besitzt die Fähigkeit, die Chromatinmenge wieder auf das ihr zukommende Maß zu ergänzen. Aus welchen inneren Gründen sich aber die Vorgänge der Reduktion gerade in der bekannten Art und Weise abwickeln, wissen wir nicht, wir können es auch nicht vermuten, es ist eben eine Eigenschaft, die den Geschlechtszellen innewohnt, daß sie in zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen, die beide nicht unwesentlich von der Art der gewöhnlichen Mitosen abweichen, ihre Chromosomenzahl auf die Hälfte reduzieren. Ebenso wenig kennen wir ja auch die Ursache dafür, warum im heranwachsenden Organismus von 2 Zellen, die aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind, sich jede in ganz anderer Richtung entwickelt und schließlich in ihren Nachkommen nicht nur verschiedene Funktionen, sondern auch ganz verschiedenen morphologischen Bau zeigt.

Andererseits sehen wir bei den rasch aufeinanderfolgenden Spermatogonienteilungen zu Beginn der Fortpflanzungsperiode gleichfalls die Telophasen einer Teilung unmittelbar in die Prophasen der nächsten übergehen, ohne daß sich in der Zwischenzeit ein deutliches Kernruhestadium ausbildet. Auch hier fehlt also das interkinetische Ruhestadium mehr oder weniger vollkommen, und trotzdem findet hier keine Reduktion der Chromosomenzahl, sondern nur während der letzten derartigen Mitosen eine ganz geringe Verminderung der Chromatinmenge statt, die sich dann während der Wachstumsperiode der Spermatozyten wieder auf die Norm ergänzt. Geradeso könnte ja auch zwischen und während der beiden Reifungsteilungen eine Ergänzung der Chromatinmenge auf den der betreffenden Art eigentümlichen Stand erfolgen, trotz ihrer

raschen Aufeinanderfolge, wenn die Geschlechtszellen eben dazu befähigt wären. Aber gerade in dieser besonderen Eigenschaft der Keimzellen liegt ja die Eigentümlichkeit des Reifungsvorganges und man wäre viel eher dazu berechtigt zu sagen: weil in der zweiten Teilung die numerische Reduktion erfolgt, darum ist eine Ergänzung der Chromatinmenge auf den Normalstand in der Interkinese überflüssig bzw. unmöglich. Die Hertwigsche Anschauung gibt übrigens auch keine Erklärung für die Reduktion als solche, sie schiebt die Erklärung lediglich um eine Etappe hinaus, denn wir fragen sofort, warum bleibt eben dann die interkinetische Chromatinvermehrung und die erneute Spaltung der Chromosomen aus. Die Ursache für die Reduktion läge dann nicht in den Reifungsteilungen selbst, sondern in den Stadien nach ihnen, denn da erfolgt ja die Ergänzung der Chromatinmenge auf die Norm.

Eine große Anzahl von Untersuchern, denen auch ich mich auf Grund der hier mitgeteilten Befunde anschließen muß, sehen ja in der ersten Reifungsteilung eine Aequationsteilung, die ganz ähnlich verläuft wie eine somatische Mitose, nur bleiben je 2 endweise konjugierte Chromosomenhälften beieinander liegen. Welchen Zweck haben aber alle die verwickelten Vorbereitungen auf diesen Vorgang, die sich in ihrer Art und Dauer so wesentlich von den Prophasen körperlicher Mitosen unterscheiden, wenn die Reduktion einfach, wie dies Hertwig, Brauer, Meves, Fick und andere annehmen, dadurch zustandekommt, daß die im Kern vorhandene Chromatinmasse sich in der Prophase der ersten Reifungsteilung in der halben Zahl von „Taktischen Verbänden“ zusammenfindet? Zu einem solchen Vorgang bedürfte es wirklich nicht der verwickelten Vorbereitungen, er könnte sich im gleichen Rahmen wie jede körperliche Teilung abwickeln. Wie Meves (1907) ganz richtig betont, handelt es sich ja bei der Chromatinreduktion um 2 vollkommen, auch zeitlich voneinander getrennte Vorgänge: Herabsetzung der Chromosomenzahl und der Chromatinmasse. Die erstere wird im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzogen, wohingegen die Herabsetzung der Masse durch die beiden Reifungsteilungen erfolgt. Dem ersten der beiden Sätze, daß es sich um zwei getrennte Prozesse handelt, vermag ich ganz beizustimmen, besonders deshalb, weil die Herabsetzung der Masse des Chromatins für die Reduktion überhaupt ohne jede höhere Bedeutung ist. Schwankungen sehr beträchtlicher Art in der Chro-

matinmenge werden ja häufig genug in allen Körperzellen beobachtet, sie können durch die verschiedensten äußeren Umstände, so besonders die bessere und schlechtere Ernährung, bedingt sein, treten ja auch während der letzten Spermatogonienteilungen deutlich zutage. Dagegen halte ich den zweiten Mevesschen Satz für unzutreffend, denn die Halbierung der Chromosomenzahl erfolgt nicht schon im Beginn der ersten Teilung, denn dort ist ja noch die Normalzahl der Chromosomen vorhanden, sondern erst durch die zweite Teilung, welche sich als echte Reduktionsteilung an der Normalzahl der Chromosomen vollzieht und ihre Halbierung bewirkt.

Die Frage der Chromosomenindividualität.

Was meinen zweiten Leitsatz betrifft, daß die Einschiebung des interkinetischen Ruhestadiums der Präspmatidenkerne ohne jeden Einfluß auf den Ablauf der Entwicklung, besonders der Reduktion als solcher ist, so muß ich bei seiner Erörterung auf die Frage der Individualität der Chromosomen zu sprechen kommen. Zunächst ist es wohl ganz klar und bedarf eigentlich keiner besonderen Erwähnung, daß ein Stadium wie das eben besprochene, das in die Reihe des einen von zwei, im übrigen sich vollkommen in gleicher Weise abspielenden und zu gleichen Endergebnissen führenden Entwicklungsvorgängen eingeschaltet ist, für den sinngemäßen Ablauf dieser Vorgänge ohne jede Bedeutung sein muß. Aus dieser Tatsache allein ergibt sich schon notwendigerweise die Folgerung, daß die Chromosomen, welche in die zweite Reifungsteilung eintreten, die nämlichen Gebilde und, wenn wir uns so ausdrücken wollen, Individuen sein müssen, die aus den Telophasen der ersten Reifungsteilung hervorgegangen sind, selbst wenn wir sie in den Ruhekernen, einzig und allein als Folge der mangelhaften uns zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethoden nicht unmittelbar anschaulich machen können. Rein morphologisch können wir die Kontinuität zwar nicht beweisen, sondern nur äußerst wahrscheinlich machen, denn in beiden Zeitpunkten stimmen die Chromosomen sowohl in Hinsicht auf ihre Zahl und Form, als auch auf die Lagerung vollkommen überein, es müssen also wohl auch die nämlichen Gebilde sein.

Diejenigen Autoren freilich, welche jegliche Individualität der Chromosomen bestreiten, können auch hier wieder sagen, daß die

Präspmatiden die Fähigkeit haben, die fraglichen taktischen Verbände in der gleichen Anordnung, Zahl und Form wieder zu bilden und ihnen gleichzeitig auch die Eigenschaft einzuverleiben, den unterbrochenen Entwicklungsgang in sinngemäßer Weise fortzusetzen. Dies wäre die letzte Folgerung, welche sich für die Vereinigung der Chromosomenindividualität ergäbe, sie würde allerdings ein sehr hohes Maß von besonderen Fähigkeiten in den ganzen Kern verlegen. Merkwürdigerweise schrecken aber die Vertreter der fraglichen Anschauung vor einer solchen Durchführung ihrer Theorie bis zu den letzten Folgerungen zurück.

Wie schon erwähnt hat ja Meves (1907) die Spermatocyteilungen der Honigbiene in äußerst eingehender und genauer Weise untersucht und ist dabei über das fragliche Stadium zu folgendem Ergebnis gelangt: Nach der ersten Reifungsteilung, die allerdings in besonderer Weise verläuft, was jedoch für die schwebende Frage ohne Bedeutung ist, vereinigen sich die Chromosomen an einer Stelle des Kerninnern zu einem „Komplex“, sie „scheinen in eine Art von Gerüst übergegangen zu sein“. Wie aus den beigegebenen Abbildungen (41 und 42, Tafel 23 l. c.) deutlich zu erkennen ist, läßt sich in diesem Gerüst beim besten Willen kein Chromatineinzelgebilde, das ein Chromosom darstellen könnte, nachweisen, es handelt sich also um die Ausbildung eines vollkommenen Ruhekernelns. Sein Verhalten in der Prophase der zweiten Mitose wird nun wie folgt beschrieben: „Der Chromatinkomplex liegt zunächst neben der Halbspindel. Er zerlegt sich in unregelmäßig gespaltene Partikel, welche sich ihrerseits, soviel ich sehen kann, direkt zu den Doppelkugeln umwandeln, welche gegen Ende der Reifungsteilungen in die Bildung des Komplexes eingegangen waren. Demnach darf angenommen werden, was sich auf Grund der vorliegenden Bilder bezweifeln ließe, daß die Doppelkugeln zwischen den beiden Reifungsteilungen ihre Individualität bewahren“ (im Original nicht gesperrt gedruckt).

In diesem Falle sollen also die Chromosomen während der Ausbildung des Kerngerüsts erhalten bleiben; Meves tritt hier selbst für die Individualität der Chromosomen, allerdings nur in diesem einen besondern Fall ein. Nur gebraucht er statt der üblichen Bezeichnungen die Ausdrücke „Doppelkugeln“ und „Komplex im Kerninnern“, was ja an der Tatsache an sich nicht das geringste ändert. Dieser Ausnahmefall, der Meves zum Abweichen von

seiner sonst so scharf verfochtenen Anschauung nötigt, zeigt deutlich genug, auf wie unsicheren Grundlagen die ganze Hypothese der „taktischen Verbände“ ruht, denn eigentlich könnte man auch hier der Präspmatide die nämliche Fähigkeit zur Ausbildung einer bestimmten Anzahl von Chromosomen zuschreiben, wie jeder anderen Zelle. Allein hier liegen die Verhältnisse zu klar, wie auch bei *Proteus* und den anderen Objekten kann eben kein Zweifel darüber bestehen, daß die Chromosomen vor und nach dem Präspmatidenruhestadium die nämlichen Individuen sind, besonders da die Vorgänge in der Eireifung, bei der ja keine Unterbrechung der Entwicklung erfolgt, beweisen, daß dieses Stadium keine so hohe Bedeutung besitzen kann, wie sie die völlige Wiederauflösung und Neubildung der Chromosomen darstellen würde. Wenn eine solche erfolgte, dann wären ja alle die Grundlagen, welche durch die entsprechende Anordnung der Chromosomen für die zweite Reifungsteilung geschaffen sind, hinfällig, ja die ganze erste Teilung an sich überflüssig, denn wenn der Kern der Präspmatiden überhaupt die Fähigkeit besitzt, aus seiner strukturlosen bzw. keinerlei Chromosomen besitzenden Masse die für den normalen Ablauf der zweiten Teilung notwendigen Formationen in entsprechender Anordnung zu schaffen, dann wäre die erste Teilung überhaupt ohne jede Bedeutung, da ihre Erfolge ja in dem Ruhestadium durch die völlige Auflösung der Chromosomen zerstört würden.

Diejenigen Autoren, welche die Individualität der Chromosomen bestreiten, legen ja, was bisher merkwürdigerweise noch kaum betont wurde, dem Kerne viel höhere und verwickeltere Fähigkeiten zu als die Anhänger der Individualitätstheorie. Ueberall in der organischen Natur sehen wir bei der Vermehrung zwei Tochtergebilde aus einem Muttergebilde hervorgehen und überall erkennen wir die Kontinuität der strukturierten Masse. Der häufig herangezogene Vergleich mit der Entstehung von Kristallen trifft für den Kern, wie ja schon des öfteren betont wurde, nicht zu, denn wir kennen keine Substanz, bei der eine bestimmte Anzahl von Kristallen in einer Flüssigkeitsmenge aufgelöst, nach einiger Zeit wieder in der gleichen Anzahl, Größe und gegenseitigen Lage auskristallisiert wird. Dieser Fall wäre höchstens dann denkbar, wenn von jedem der ersten Kristalle noch ein kleiner Rest übrig geblieben wäre, auf den dann die erneute Kristallisation erfolgt, aber auch durch diesen Vorgang könnten die Größenverhältnisse nicht erklärt werden

Die fraglichen Reste wären aber dann die Chromosomenindividuen, auf die sich vor der Teilung das Chromatin konzentriert. Auch die bekannte Manövriehypothese trifft für die Chromosomen nicht zu, denn auch bei ihr ist es immer ein bestimmtes Etwas, die Stäbe der Regimenter, welche die Bildung einer gleichen Anzahl von Formationen veranlaßt. Wäre der Vergleich mit Truppenverbänden richtig, dann müßten sich aus einer bestimmten Anzahl von Soldaten überhaupt stets nur eine bestimmte Anzahl von Formationen bilden lassen; daß dies nicht der Fall ist, hat dieser Krieg deutlich genug bewiesen; wie oft war nach einem Gefecht die Zahl der Formationen und ihre Stärke ganz anders als vorher und es ist auch nicht wahrscheinlich, daß nach dem jetzigen Zerfall der Armee bei ihrer hoffentlich in Bälde erfolgenden Neubildung genau die gleiche Anzahl von Formationen entstehen wird wie vorher. Da man sich aber bei der Frage der Chromosomenindividualität einmal in Gleichnissen zu bewegen pflegt, so sei es hier gestattet, einen weiteren Vergleich anzufügen, der allerdings ebenso wie die beiden anderen stark hinkt, aber vielleicht doch geeignet ist, die Verhältnisse in den Ruhekernen unserem Verständnis näherzubringen.

Denken wir uns ein Gewächshaus, zu welchem uns der Zutritt verwehrt ist, in welches wir also nur von außen her Einblick haben. Während des Winters erkennen wir in ihm eine bestimmte Anzahl, sagen wir 10 Baumstämme, die alle einem einzigen Wurzelstock angehören und ganz verschiedene Größe besitzen. Kahl und blattlos stehen sie da, weshalb uns ihre Zählung leicht gelingt. Zu Beginn des Frühjahrs sprossen nun aus den Stämmen nach allen Seiten Zweige, an ihnen bilden sich Blätter, das Laubwerk verlicht sich untereinander und mit dem der Nachbarbäume, so entsteht ein ganz dichtes Gebüsch, in dem die Stämme, da sie durch Blätter verdeckt sind, verschwinden. Blicken wir nunmehr in das Treibhaus, so sehen wir nur noch eine grüne Hecke, es gelingt uns aber nicht, festzustellen, aus wieviel Stämmen sie gebildet ist, der Eintritt in das Haus, der uns Klarheit verschaffen würde, ist ja verwehrt. Im Herbst nun fallen die Blätter ab und wieder stehen 10 Baumstämme, die einem Wurzelstock angehören, isoliert und kahl da; die Feststellung der Zahl gelingt nunmehr leicht und wir erkennen wieder, daß die Größenverhältnisse die gleichen geblieben sind, wie im Frühjahr vor dem Ausschlagen der Blätter. Jeder unbefangene Beobachter wird nun sofort sagen, es sind die gleichen Stämme,

die wir im Frühjahr und Herbst gesehen haben, selbst wenn wir sie im Sommer, als sie durch Laub verdeckt waren, nicht nachweisen konnten. Denkbar wäre es allerdings auch, und eine solche Annahme kann um so eher gemacht werden, je weniger wir die biologischen Verhältnisse der betreffenden Pflanzenart kennen, daß während des Sommers die ursprünglich vorhandenen Stämme zugrunde gingen und an ihrer Stelle 10 neue aus dem Wurzelstock emporwuchsen, welche nicht nur in Hinsicht auf die Zahl, sondern auch auf das gegenseitige Größenverhältnis und die Stellung zueinander den alten vollkommen gleichen. Wenn wir dann diesen Vorgang während vieler Jahre in genau der gleichen Weise beobachten können, dann dürfen wir schließen: der Wurzelstock der betreffenden Pflanze hat die Fähigkeit, alle Jahre Stämme von bestimmter Größe zu bilden, die auch alle Jahre im Sommer wieder zugrunde gehen und dann wieder neu gebildet werden, jedes Jahr in der gleichen Weise, ein Vorgang, der uns allerdings durch das dichte Laubwerk verdeckt wird. Solange uns ein Eintritt in das Gewächshaus während des Sommers und damit ein genaues Studium der sich unter dem Schutz der gebildeten Blätter vollziehenden Vorgänge versagt ist, vermögen wir nie mit Sicherheit zu entscheiden, welche von den beiden Möglichkeiten stattfindet, die Stammeserhaltungsmöglichkeit oder die Stammesneubildungsmöglichkeit. Welche von beiden mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat, brauche ich wohl nicht auseinanderzusetzen.

Aehnliche Verhältnisse sehen wir in der Zelle; hier gelingt der Nachweis der Chromosomen leicht während der Mitose, im zwischenliegenden Ruhestadium dagegen können wir die chromatischen Einzelgebilde nicht erkennen, da sie hier durch andere Kernstrukturen verdeckt sind. Dies ist jedoch nur die Folge der Unzulänglichkeit unserer Untersuchungsmethoden, die uns nicht gestatten, in den Bau der ruhenden Zelle einzudringen, aber auch nicht dazu berechtigen, der Zelle Eigenschaften zuzuschreiben, die nirgends im Tier- und Pflanzenreich auch nur im entferntesten ähnliche Vorgänge aufweisen. Viel einfacher und wegen der zahlreichen uns bekannten ähnlichen Vorgänge auch viel wahrscheinlicher ist dagegen die Annahme, daß die Chromosomen auch während des Ruhestadiums der Kerne erhalten bleiben, nur in einer für uns nicht nachweisbaren Form. Zur logischen Forderung wird dieser Schluß dann, wenn wir wie bei der Spermatogenese in eine kontinuierliche Entwicklungs-

reihe, deren Ablauf sich bei analogen Objekten, den Eizellen, ohne Unterbrechung verfolgen läßt, ein solches Ruhestadium eingeschoben finden, durch das die normale Abwicklung der Vorgänge nur für unsere Beobachtung unterbrochen, sonst aber in keiner Weise irgendwie beeinträchtigt wird. In solchen Fällen machen ja auch die schärfsten Gegner der Individualitätshypothese eine Ausnahme, weil sie eben dazu gezwungen sind, denn anderenfalls könnten sie keine irgendwie annehmbare Erklärung für diese Vorgänge finden bzw. sie müßten der reifenden Geschlechtszelle zuviel verschiedene geheimnisvolle Eigenschaften zuschreiben.

Das hauptsächlichste Hindernis für die allgemeine Anerkennung der Individualitätshypothese ist ja immer noch die althergebrachte Anschauung, welche den Begriff der Chromosomen untrennbar mit derjenigen Substanz verkettet, von der sie zunächst ihren Namen erhalten haben und die sich in bestimmten Zeiten auf sie konzentriert, sie dabei unserer Beobachtung besonders schön zugänglich macht, nämlich mit dem Chromatin. Diese Substanz selbst hat aber mit dem eigentlichen Chromosomen *i n d i v i d u u m* so gut wie nichts zu tun, in ihr dürfen wir auch nicht die fragliche Erbmasse erblicken. Wir müssen vielmehr daran festhalten, daß wir in den Chromosomen Gebilde zu erblicken haben, die wir, solange uns keine besseren Untersuchungsmittel zur Verfügung stehen, eben nur unter besonderen Verhältnissen anschaulich machen können. Dies ist jedoch kein Grund, ihre Existenz während der Kernstadien, in denen wir sie nicht unmittelbar anschaulich machen können, zu leugnen, geradesowenig wie wir die Existenz eines in Zedernholzöl gelegten Glasstabes leugnen können, nur aus dem Grunde, weil wir ihn nicht sehen. Schon Boveri hat sich in diesem Sinne geäußert (1901): „Was von dem Chromosom als selbständigem Gebilde übrig bleibt, ist für die Hypothese an und für sich gleichgültig. Es mag unser hypothetisches Individuum z. B. die färbbare Substanz völlig verlieren und sich erst bei der nächsten Teilung wieder mit ihr beladen. Ja es mag in gewissen Zellen nur ein mit unseren Mitteln gar nicht nachweisbares Teilchen von unserem Chromosom übrig bleiben, um als Bildungszentrum zur Entstehung der neuen Chromosomschleife Anlaß zu geben.“

Im Gegensatz dazu ist allerdings Fick (1905) der Ansicht, daß „man ein Ding, was sich vollständig umwandelt und für das Mikroskop eventuell unnachweisbar werdend verschwindet, auch

wenn es später wieder ‚in der alten Gestalt auftaucht‘, nicht für ein ‚selbständiges Lebewesen‘ einem Proto- oder gar Metazoon vergleichbar halten kann“. In der konsequenten Durchführung dieser Ansicht wäre also die Individualität eines Lebewesens an dessen mikroskopische Nachweisbarkeit gebunden, eine Folgerung, mit der Fick selbst sicherlich nicht einverstanden ist. Können wir doch eine ganze Reihe von Lebewesen, so die Erreger des Flecktyphus, der Pocken und anderer Infektionskrankheiten auch heute mit den besten optischen Hilfsmitteln noch nicht nachweisen, und doch kann an ihrer Existenz kein Zweifel bestehen, da wir sie ja aus ihren Folgeerscheinungen, den Krankheiten die sie hervorrufen, deutlich genug kennen. Und warum sollten sich die Chromosomen nicht in den Ruhekernen auf die Größe eines solchen Filterpassers, die weit unterhalb der mikroskopischen Nachweisbarkeit gelegen ist, zurückbilden? Wie wir aus den Ergebnissen der bisherigen Untersuchungen ja deutlich genug wissen, unterliegen die Chromosomen in Hinsicht auf ihr Volumen ganz ungeheuren Schwankungen, ich erinnere nur an die Lampenzylinderputzer-Formen, die sich schließlich zu ganz dünnen feinen Faden umbilden und dabei nach den Berechnungen Rückerts ihren Inhalt von 7850 Kubikmykra auf $1\frac{1}{2}$ Kubikmykra verringern. Und warum soll diese Verminderung der Masse sich nicht nach unten hin, über die Grenze des mikroskopisch Nachweisbaren fortsetzen?

Daß die Chromosomen selbst nicht das geringste zur Bildung der Ruhekerne beitragen und von einer ganzen Reihe von Kernstrukturen vollkommen unabhängig sind, beweisen uns deutlich Erscheinungen, auf die zuerst Blochmann (1886) und in allerneuester Zeit Buchner (1918) in einer äußerst gründlichen Arbeit aufmerksam gemacht hat. Es handelt sich um die Trophonuclei des Hymenoptereneies. Sie entstehen ohne direkte Anteilnahme des Eies im Plasma der Zelle, wahrscheinlich aus anfangs „nackt im Plasma liegenden Chromatingranulis“. Um sie herum bildet sich Kernsaft, Membran und Kerngerüst, sie selbst werden die Nucleolen des Trophonucleus. Dieser gleicht im Bau ganz dem Eikern, enthält jedoch keine Chromosomen. Sonst wiederholen die akzessorischen Kerne die Arteigentümlichkeiten des betreffenden Eies stets auf das genaueste. Sie besitzen sogar die Fähigkeit zu wachsen und sich durch Knospung oder direkte Teilung zu vermehren. „Zu indirekten Teilungen sind sie wohl

wegen des Mangels an Chromosomen nicht befähigt.“ Ihr Bestand ist auch kein dauernder, sie gehen vielmehr gegen Ende der Eiwachstumsperiode ausnahmslos zugrunde. Wie Buchner ganz richtig betont, sind es also nicht die Chromosomen, welche das Kernbild bedingen, sondern andere Substanzen, der Kernsaft, das Chromatin und das Linin. Diese drei Dinge sind also schon allein befähigt einen Kern zu formieren, der sogar eine ganze Reihe der dem Nucleus zukommenden physiologischen Verrichtungen übernehmen kann und nur nicht imstande ist, sich indirekt zu teilen und aus diesem Grunde auch nicht zu längerer Lebensdauer befähigt sein kann. Wären die Chromosomen wirklich nur „taktische Formationen“, so müßten die Trophonuclei, die sich ja im mikroskopischen Bild nur durch ihre Größe, sonst aber in keiner Weise vom Ruhekern des Eies unterscheiden, auch die Fähigkeit besitzen, im gegebenen Fall die fraglichen taktischen Formationen in der für die betreffenden Spezies bezeichnenden Normalzahl zu bilden. Denn warum sollte gerade diese Eigenschaft bei der im übrigen völligen Uebereinstimmung im Bau und in der chemischen Zusammensetzung, soweit wir diese mittels der Färbereaktionen erkennen, fehlen?

Weil aber die Chromosomen aller Wahrscheinlichkeit nach Individuen sind, die ihrerseits nur wieder aus Chromosomen entstehen können, darum ist ihr Erscheinen in den Trophonuklei ausgeschlossen und eben die Tatsache des Fehlens der Chromosomen in den akzessorischen Kernen der Hymenopteren bildet eine weitere Stütze für die Individualitätslehre. In älteren Trophonuklei, welche unmittelbar vor dem Zerfall stehen, kann es zwar hie und da zu Vorgängen kommen, die ganz entfernt an mitosenähnliche Bilder erinnern. Es „bilden sich unter Umständen recht chromosomenähnliche, scharf abgesetzte Balken oder Stäbchen, die Kernkontur kann Zipfel treiben und das Liningerüst in diesen einen etwas strahlenden Eindruck machen“. Allein dies alles sind Vorgänge, die wir bei der Degeneration jeder Zelle beobachten können, äußert sich der beginnende Zelltod doch stets entweder in einer Zerstäubung oder in einer mehr oder weniger deutlichen Verklumpung des Chromatins, die aber mit der Chromosomenbildung im Beginn einer Mitose nicht das geringste zu tun hat. Von dem eben erwähnten Standpunkt aus erscheint es auch unrichtig, in der Prophase einer Mitose von einer Chromosomenbildung zu reden, es handelt sich viel-

mehr nur um ein Wiedererkennbarwerden der fraglichen Gebilde für unsere Untersuchungsmethoden, das sicher zum größten Teil lediglich eine Folge der Konzentration der als Chromatin bezeichneten Substanz ist.

Die zweite Reifungsteilung.

Ueber die zweite Reifungsteilung kann ich mich nach allem Vorhergesagten kurz fassen. Sie vollzieht sich als echte Reduktionsteilung, also heterotypisch, und zwar werden die ursprünglich endweise vereinigten, in den Telophasen der ersten Reifungsteilung aber nebeneinander gelagerten Spalthälften zweier Chromosomen auf zwei Spermatiden verteilt. Durch die Tetradenbildung selbst war ja diese Verteilung schon vorbereitet worden. Aus dem interkinetischen Ruhestadium der Präspmatiden geht die Normalzahl der Chromosomen in gleicher Anordnung und Verteilung wie in den Telophasen der ersten Teilung hervor, an der Identität der Gebilde kann wohl kein Zweifel bestehen. Sehr deutlich ist jetzt die ungleiche Größe der konjugierten Chromosomen ersichtlich, indem die beiden Gebilde, welche nebeneinander liegen und durch die Mitose auf zwei verschiedene Hälften verteilt werden, oft sehr beträchtlich in ihrer Länge differieren.

Wie schon öfters betont wurde hat eben bei der Tetradenbildung eine Konjugation ungleicher Chromosomen stattgefunden und, wenn wir in der Größe einen gewissen Ausdruck der im Chromosoma enthaltenen Erbanlagen erblicken dürfen — ob wir dazu berechtigt sind oder nicht läßt sich nicht entscheiden —, dann dürfen wir auch schließen, daß die beiden konjugierten Chromosomen heterologe Gebilde sind. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu den an einigen anderen Objekten erhobenen Befunden, wo stets nur eine Konjugation gleich langer, also wahrscheinlich homologer Chromosomen stattfindet. Die Parallelkonjugation setzt ja eine solche gleiche Größe der vereinigten Chromatinfäden ohne weiteres voraus. Unter anderen vertritt auch *Rabl* (1915) auf Grund seiner Untersuchung an *Ascaris megalocephala bivalens*, die im übrigen mit dem hier Mitgeteilten vollkommen übereinstimmen, die Ansicht, daß jeweils gleichlange Chromosomen endweise konjugieren, was allerdings wundernehmen muß, da er kurz vorher auseinandersetzt, daß meist ein Chromosoma sich vor allen übrigen durch ganz besondere Länge auszeichnet. *Rabl* beschreibt zuerst

eine Art von Parallelkonjugation, während derer ein Austausch von Erbsubstanzen statthaben soll. Sie findet ganz im Anfang der Eireifung statt und führt zur Bildung einer synapsis-ähnlichen Zellform, aus der nach ganz kurzem Bestehen wieder die Chromosomennormalzahl hervorgeht. Meine Zweifel, ob es sich dabei um normale oder pathologische Bilder handelt, habe ich schon oben geäußert. Die 4 Chromosomen spalten sich dann nach Auflösung der Parallelkonjugation der Länge nach und bilden durch endweise Aneinanderlagerung typische Stäbchentetraden, deren Einzelelemente dann auf die 4 Spermatiden verteilt werden. Dabei nimmt R a b l an, daß durch die zweite Reifungsteilung die väterlichen und mütterlichen Chromosomen getrennt werden, ebenso die väterlichen und mütterlichen Plasmaeinschlüsse, so daß sich nur rein weibliche und rein männliche Spermatozoen, rein weibliche und rein männliche Eier bilden. Er rechnet dann mit der Möglichkeit, daß die männlichen Eier nur von männlichen Spermatozoen, die weiblichen dagegen nur von weiblichen befruchtet werden können und versucht auf diese Weise die Entstehung der Geschlechter zu erklären. Seine Annahme hat allerdings nur sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich, denn wie sollte bei einer derartig scharfen Trennung der elterlichen Eigenschaften nach Geschlechtern in den Keimzellen der F I-Generation die Uebertragung väterlicher Eigenschaften auf weibliche Individuen der F II-Generation und umgekehrt erklärt werden? Allerdings weist ja R a b l besonders darauf hin, wie ja auch in erster Linie die Untersuchungen von H e l d (1915) beweisen, daß die Vererbung nicht ausschließlich durch den Kern, sondern auch teilweise durch das Protoplasma stattfindet, wenn es aber wirklich zur Bildung rein männlicher und rein weiblicher Geschlechtszellen kommt, wie dies der R a b l'schen Anschauung entspricht und aus seinem Schema deutlich genug hervorgeht, dann sind in diesen auch nur gleichgeschlechtliche Protoplasten vorhanden. Im anderen Falle, wenn die geschlechtliche Verteilung nur auf die Chromosomen zuträfe, wären die Keimzellen doch nur „zwitterige Gebilde“ und auch eine Verteilung der Chromosomen nach Geschlechtern wäre dann überflüssig.

Nehmen wir nun den einfachsten Fall der M e n d e l'schen Vererbung an, z. B. den von L a n g mitgeteilten, daß ein gebändertes Schneckenmännchen mit einem einfarbigen Weibchen

gepaart wird, dann bilden sich in den Keimdrüsen der F I-Generation männliche Eier und männliche Samenzellen, welche alle den Faktor gebändert enthalten müssen, da er ja vom Männchen stammt, und weibliche Eier und weibliche Samenzellen, welche andererseits durchwegs den Faktor einfarbig enthalten müssen, da er eben vom Weibchen abstammt. Da nun die männlichen Eier nur von männlichen Samenfäden befruchtet werden und nur zur Bildung männlicher Individuen führen können und umgekehrt, so müßten in der F II-Generation alle Männchen gebändert, alle Weibchen aber einfarbig sein. Wenn dann, wie dies der Wahrscheinlichkeitsrechnung und den Tatsachen entspricht, Männchen und Weibchen in gleicher Anzahl vorhanden sind, dann wären nur rezessive gebänderte Männchen und dominante einfarbige Weibchen vorhanden. Dies entspricht jedoch nicht den Tatsachen, denn ganz abgesehen davon, daß das Zahlenverhältnis in der F II-Generation für die beiden Eigenschaften 1:3 und nicht 1:1 ist, findet bei keiner der beiden Eigenschaften eine geschlechtsbegrenzte Vererbung statt. Die Rabl'sche Anschauung setzt aber unbedingt eine solche Vererbung voraus oder sie muß, wie schon dieses einfache Beispiel beweist, ihre Zuflucht zu Hypothesen nehmen, nämlich zur Synapsis, in der der Austausch väterlicher und mütterlicher Substanzen erfolgt. Sobald aber ein solcher stattgefunden hat, können die Chromosomen und mit ihnen auch die sie enthaltenden Geschlechtszellen nicht mehr als rein männlich oder weiblich bezeichnet werden. Alle diese Erörterungen führen jedoch zu sehr ins Reich der reinen Spekulationen und entbehren größtenteils noch der sicherern morphologischen Grundlagen, weshalb ich hier nicht mehr näher auf sie eingehen will.

Beim Eintritt in die Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung zeigen die Dyaden insofern eine gewisse Verschiedenheit des Aussehens, als die längeren unter ihnen nebeneinander, die kürzeren aber hintereinander liegen. Allerdings läßt sich das letztere Verhalten in vielen Fällen nur schwer beweisen, nämlich dann, wenn beide Dyadenhälften fast punktförmige Gebilde darstellen. Eines der beiden Chromosomen zeigt ja bei der Hintereinanderlagerung stets kugelförmige oder wenigstens fast kugelförmige Gestalt. Besitzt eine der Hälften Hufeisenform, dann lagert die andere stets gegenüber der Konvexität der Krümmung; insofern läßt sich also in dem gegenseitigen Lageverhältnis der Chromosomen eine Gesetzmäßigkeit erkennen, die jedoch kaum von höherer theo-

retischer Bedeutung sein kann, sondern wohl mehr durch äußere Momente bedingt ist, indem sie die möglichst leichte und sichere Verteilung auf die Spermatiden gewährleistet.

Bei der Verteilung selbst waltet offenbar noch eine andere Gesetzmäßigkeit, deren Ursachen ich jedoch gleichfalls nicht ergründen konnte. Da nämlich jede Dyade mit ganz geringen Ausnahmen aus 2 an Größe oft sehr verschiedenen Chromosomen besteht, so könnte, falls die Verteilung auf die Tochterzellen vollkommen regellos erfolgt, der Fall eintreten, daß sich in der einen Spermatide alle großen, in der anderen alle kleinen Chromosomen vereinigen. Dies tritt jedoch niemals ein, denn wenn sich auch in den Chromatinmassen je zweier aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Spermatiden gewisse Unterschiede erkennen lassen, sie müssen ja auftreten, denn es sind z. B. in jeder Spermatide 3 U-förmig gebogene Stäbchen vorhanden, von denen 2 auf die eine, 1 auf die andere Tochterzelle gelangt, so ist doch die Gesamtchromatinmenge in allen Spermatiden gleich oder wenigstens fast gleich, zum mindesten legt die gleiche Kerngröße eine solche Annahme sehr nahe. Denn es ist nicht wahrscheinlich, obwohl es schließlich auch denkbar wäre, daß eine anfänglich vorhandene Verschiedenheit in der Menge der chromatischen Substanz durch entsprechendes ungleiches Wachstum wieder ausgeglichen würde. Demnach muß wohl ein gewisser Plan bei der Verteilung der Chromosomen obwalten, der das Zustandekommen zu großer Unterschiede verhindert.

In der Telophase rücken die Chromosomen wieder zusammen und zwar sehr stark, so daß jeder Tochterkern für kurze Zeit nur von einem einzigen verhältnismäßig kleinen Chromatinklumpen gebildet wird. Wir haben diese Erscheinung schon in den Spermatogonienteilungen und dann auch in der ersten Reifungsteilung beobachtet, sie nimmt von den großen Spermatogonien bis zu den Spermatiden progressiv an Stärke zu. Bei der verhältnismäßig großen Gleichmäßigkeit der Bilder, welche die verschiedensten Fixierungs- und Färbemethoden ergeben, erscheint es nicht wahrscheinlich, daß es sich dabei um ein Kunstprodukt handelt. Ich stelle mir vielmehr den Vorgang folgendermaßen vor: In der Telophase muß ein Augenblick kommen, in dem die Gewalt der Spindelfasern, die bis dahin die Orientierung der Chromosomen bewirkt haben, erlischt. Da in diesem Zeitpunkt aber noch kein Kerngerüst, keine Linienbrücken vorhanden sind, welche die gegenseitige Lage

der Chromosomen bestimmen, so unterliegen diese für kurze Zeit keinem richtenden Einfluß und folgen deshalb dem Zug der Oberflächenattraktion, d. h. sie ballen sich zusammen. Während dieses Zeitpunkts bilden sich dann die Lininbrücken, unter deren Zug und Druck das Auseinanderrücken der Chromosomen vor sich geht. Im Zeitpunkt der Verklumpung lassen sich ja auch keine richtenden Spindelfasern mehr nachweisen. Allerdings erklärt diese Annahme noch nicht die Tatsache der progressiven Verstärkung der Erscheinung während der Entwicklung.

Den umgekehrten Vorgang sehen wir ja auch häufig in der Prophase der Teilungen, wo nach dem Verschwinden der Kernmembran und dem Zerfall der Lininbrücken gleichfalls eine mehr oder weniger starke Zusammenballung der Chromosomen erfolgt, bis unter dem Einfluß der sich an ihnen anheftenden Spindelfasern ihre neue Orientierung bewirkt wird. Andererseits erkennen wir auch während der polaren Orientierung des Knäuels, wo sich zweifellos der richtende Einfluß der Sphäre geltend macht, keinerlei Lininbrücken im Kern; mit ihrem Auftreten verschwindet unter dem Einfluß ihres Zuges die polare Orientierung wieder. Es scheint also ein gewisses Wechselverhältnis zwischen Lininbrücken und Spindelfasern zu bestehen, beide bedingen das Lageverhältnis der Chromatinkomplexe und lösen sich in dieser Eigenschaft gegenseitig ab.

Die Kerne der Spermatiden bilden sich dann wieder in der gewohnten Weise aus und erfahren während dieser Zeit eine nicht unbedeutende Größenzunahme auf Kosten ihres Protoplasmaleibes.

Schlußbemerkungen.

In kurzen Sätzen lassen sich die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen über die Spermatogenese des Olmes folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die großen Spermatogonien befinden sich niemals im Ruhestadium, sondern wachsen stetig langsam weiter. Haben sie ihre endgültige Größe erlangt, so teilen sie sich auf indirektem Wege oder sie gehen zugrunde.

2. Direkte Teilungen der Spermatogonien kommen physiologischerweise nicht vor.

3. Zu Beginn der Geschlechtsperiode teilen sich die Spermatogonien 6- oder 7mal sehr rasch nacheinander, das Endergebnis dieser Teilungen sind die Spermatocyten.

4. In den jungen Spermatocyten bildet sich ein netzförmiges Chromatingerüst aus; aus diesem entsteht zu Ende der Wachstumsperiode ein kontinuierlicher Knäuel.

5. Dieser erfährt eine polare Orientierung, während deren Ausbildung und Bestehen die Kontinuität des Knäuels gewahrt bleibt, es findet auch kein unmittelbar zu beobachtender Austritt von Substanzen irgendwelcher Art aus dem Kern in das Plasma statt, dagegen erfolgt unter Bildung seitlicher Ausläufer die Abgabe von Chromatin in den Kernsaft.

6. Die polare Orientierung erfolgt unter dem Einfluß der Sphäre, durch gegenseitige Lageveränderung der Einzelteile des Fadens und durch Konzentration des Chromatins.

7. Nach dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer und dem Verschwinden der polaren Orientierung spaltet sich der Faden der Länge nach und teilt sich darauf in die Normalzahl von 18 Einzelchromosomen.

8. Von den 18 längsgespaltenen Einzelchromosomen konjugieren je 2 endweise miteinander, so daß es zur Bildung von 9 Stäbchentetraden kommt. Die Reduktion erfolgt also nach dem Schema $\frac{a}{a} \frac{b}{b}$, wobei $\frac{a}{a}$ und $\frac{b}{b}$ je ein längsgespaltenes Chromosoma darstellt.

9. Die Kontinuität der Chromosomen wird in den Spermatiden nicht unterbrochen, es ist jedoch wegen des zwischengeschobenen Spiremstadiums nicht möglich, die Chromosomen der ersten Reifungsteilung unmittelbar auf die Chromosomen der Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen zurückzuführen.

10. Die erste Reifungsteilung ist homöotypisch, äquationell.

11. In den Präspematiden kommt es zur Ausbildung eines Ruhekernes.

12. Die zweite Reifungsteilung ist heterotypisch, reduktionell.

Leipzig, im Februar 1919.

Erwähnte Arbeiten.

- Arnold, G. 1908. The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of *hydrophilus piceus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- Derselbe. 1909. The porphase in the ovigenesis and the spermatogenesis of *Planaria lactea*. O. F. M. (*Dendrocoelum lacteum*. Frenst). Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- Baehr, W. B. von. 1908. Ueber die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. 33.
- Derselbe. 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- Benda, C. 1886. Ueber die Spermatogenese der Säugetiere. Arch. f. Anat. und Physiol.
- Derselbe. 1893. Zellstrukturen und Zellteilungen des Salamanderhodens. Verhandl. d. Anat. Ges.
- Derselbe. 1906 a. Die Spermiogenese der Monotremen. Semon. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel Bd. 3.
- Derselbe. 1906 b. Die Spermiogenese der Marsupialier. Ebenda.
- Beneden, E., van. 1883. Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation et la division cellulaire. Gand.
- Blochmann, F. 1886 a. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift der naturh.-med. Ver. zu Heidelberg zur Feier des 500 jährigen Bestehens d. Rupertus-Carola Heidelberg.
- Derselbe. 1886 b. Ueber die Eireifung bei Insekten. Biologisches Zentralblatt. Bd. 6.
- Bonnevie, K. 1905. Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos Oestergreni*. Anat. Anz. Bd. 26.
- Derselbe. 1906. Untersuchungen über Keimzellen. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos Oestergreni*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 41.
- Born, G. 1892. Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei *Triton taeniatus*. Anat. Anz. Bd. 7.
- Derselbe. 1894. Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.
- Boveri, Th. 1892. Befruchtung. In Merkel und Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.
- Derselbe. 1888. Zellstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Askaris megaloccephala*. Jena.
- Derselbe. 1901. Merogonie (G. Delage) und Ephobogenese (B. Rawitz) neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz. Bd. 19.
- Buchner, P. 1909. Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- Derselbe. 1910. Ueber die Beziehungen zwischen Centriol und Bu-kettstadium. Ebenda Bd. 5.

- Derselbe. 1918. Vergleichende Eistudien. I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91.
- Calkins, M. G. 1895. The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph. Bd. 11.
- Carnoy, J. W. et Lebrun, H. 1897—1903. La Cytodièrese de l'oeuf. La Cellule.
- Champy, Ch. 1913. La Spermatogénèse des Batrachiens. Arch. Zool. expérimentel Bd. 52.
- Della Valle, P. 1907. Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contributo alla conoscenza della tetradi. Atti d. R. Acad. sc. fis. e mat. di Napoli Bd. 23.
- Ebner, V. von. 1871. Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden. Pallets Untersuchungen aus dem Institut für Histologie und Physiologie in Graz.
- Derselbe. 1888. Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31.
- Eisen, G. A. 1900 a. Spermatogenesis in Batrachoseps. Biol. Bull. Bd. 1.
- Derselbe. 1900 b. Spermatogenesis in Batrachoseps. Journ. of Morphol. Bd. 17.
- Farmer, B. J. and Moore, J. 1895. On the essential similarities Existing between the heterotyp divisions in animals and plants. Anat. Anz. Bd. 11.
- Fick, R. 1903. Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16.
- Derselbe. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Suppl.
- Derselbe. 1907. Vererbungsfragen, Reduktion und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 16.
- Derselbe. 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- Flemming, W. 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.
- Derselbe. 1888. Die Spermatogenese bei Salamandra maculosa. Ebenda Bd. 30.
- Derselbe. 1891. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle II. Ebenda Bd. 33.
- Derselbe. 1895. Ueber die Wirkung von Chromosmium-Essigsäure auf Zellkerne. Ebenda Bd. 45.
- Foot, K. and Strobell, P. Ch. 1902. The Spermatocoe of Allobophora foetida. Americ. Journ. Bd. 1.
- Dieselben. 1907. A Study of chromosomes in the spermatogenesis of Anasa tristis. Ibidem Bd. 7.
- Dieselben. 1913. A Study of chromosomes and chromatin nucleoli in Euschistus crassus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9.

- Goldschmidt, R. 1902. Untersuchung über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integer* im. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.
- Derselbe. 1908 a. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- Derselbe. 1908 b. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* Lss und der Primärtypus der Reduktion. Ebenda Bd. 11.
- Grégoire, V. 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule Bd. 21.
- Derselbe. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. Ebenda Bd. 22.
- Derselbe. 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes II. L'unité essentielle du processus méiotique. Ebenda Bd. 26.
- Gurwitsch, A. 1911. Untersuchungen über den zeitlichen Faktor der Zellteilungen II. Mitteilung über das Wesen und das Vorkommen der Determination der Zellteilung. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 32.
- Gutherz, S. 1906. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.
- Derselbe. 1911. Ueber den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin.
- Haecker, V. 1892. Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocampus*. Zool. Jahrb. Bd. 5.
- Derselbe. 1895. Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von *Cyclops brevicornis*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
- Derselbe. 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. Bd. 17.
- Derselbe. 1908. Ueber die Vierergruppen der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Verhandl. d. Zool. Ges.
- Hartmann, M. 1910. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphen (*Trichonympha Hertwigi* n. sp.). Festschr. f. Richard Hertwig Bd. I.
- Held, H. 1917. Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 89.
- Heidenhain, M. 1900. Ueber die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*. Anat. Anz. Bd. 18.
- Derselbe. 1907. Plasma und Zelle. In Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena.
- Henking, H. 1890—1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. *Pieris*. II. *Pyrrhocoris* (Spermatogenese und Oogenese). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49 und 51.
- Hermann, F. 1889. Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.
- Derselbe. 1891. Beiträge zur Lehre der Entstehung der Karyokinetischen Spindel. Ebenda Bd. 37.

- Hertwig, O. 1890. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.
- Derselbe. 1915. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 11. Auflage Jena.
- Janssens, F. A. 1901. La Spermatogénèse chez le Triton. La Cellule Bd. 19.
- Derselbe. 1902. Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer und physikalischer Tätigkeit in der Zelle. Anat. Anz. Bd. 21.
- Derselbe. 1905. L'évolution des auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cellule Bd. 21.
- Derselbe et Dumez, R. 1903. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Pletodon cinereus. Ebenda Bd. 20.
- Jordan, E. O. 1912. The spermatogenesis of the Opossum (Didelphys virginiana) with special reference to the accessory chromosomes and the Chondriosomes. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
- Jørgensen. 1910. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. Festschr. f. R. Hertwig Bd. 1.
- Kammerer, P. 1912. Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 33.
- Kemnitz, G. von. Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium salamandrae (Brachycoelium crassicolle. Rud.). Arch. f. Zellforsch. Bd. 10.
- King, H. D. 1907. The spermatogenesis of bufo lentiginosus. Americ. Journ. of Anat. Bd. 7.
- Kingsbury, B. F. 1902. The spermatogenesis of Desmognathus fuscus. Americ. Journ. of Anat. Bd. 1.
- Kirillov, S. 1912. Die Spermiogenese beim Pferde I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79.
- Korschelt, E. 1895. Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.
- Derselbe und Heider. 1903—1909. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
- Kühn, A. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- Lenhossék, M. von. 1898. Untersuchungen über die Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.
- Levy, F. 1914. Studien zur Zeugungslehre III. Kurze Bemerkungen über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese, Ovogenese und Befruchtung des Distomum sp. (Distomum turgitum Brandes?) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84.
- Derselbe. 1915. Studien zur Zeugungslehre IV. Ueber die Chromatinverhältnisse in der Spermatocytogenese von Rana esculenta. Ebenda Bd. 86.

- Lerat, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. La Cellule Bd. 22.
- Lubosch, W. 1902. Ueber die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneiees nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.
- Derselbe. 1913. Ueber die Eireifung der Metazoen. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 21. Wiesbaden 1914.
- Mc. Gregor, I. H. 1899. The Spermatogenesis of *Amphiuma*. Journ. of Morph. Bd. 15.
- Marcus, H. 1906. Ei und Samenreife bei *Ascaris canis*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
- Derselbe. 1908. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. Ebenda Bd. 71.
- Maréchal, J. 1907. Sur l'ovogénèse de Sélaciens et de quelques autres Chordates. La Cellule Bd. 24.
- Matscheck, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. 34.
- Derselbe. 1910. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.
- Meves, F. 1897. Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
- Derselbe. 1907. Die Spermatocyteinteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Ebenda Bd. 70.
- Derselbe. 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- Derselbe. 1911. Chromosomenlängen bei *Salamandra*, nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77.
- Derselbe und Duesberg. 1908. Die Spermatocyteinteilungen bei der Hornisse. Ebenda Bd. 71.
- Montgomery. 1898. The Spermatogenesis up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Bd. 12.
- Derselbe. 1899. Chromatinreduction in the Hemiptera. Zool. Anz. Bd. 22.
- Montgomery, T. H. 1903. The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance. Biol. Bull. Bd. 4 (und a. a. O.).
- Nicolas. 1892 a. Les spermatogonies chez la salamandre d'hiver. Contes R. de la Soc. de Biol. Paris.
- Derselbe, 1892 b. Les Sphères attractives et le fusau achromatique dans le testicule adulte, dans la glande génitale et le rein embryonnaire de la salamandre. Ebenda.
- Nußbaum, M. 1906. Ueber den Einfluß der Jahreszeit, des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
- Paulmier, F. C. 1898. Chromatinreduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. 14.

- Derselbe. 1899. The spermatogenesis of *Anasa tristis*. Journ. of Morph. Bd. 15. Suppl.
- Platner. 1885. Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25.
- Derselbe. 1889. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. V. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Ebenda Bd. 33.
- Popoff, M. 1908. Ueber das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von *Paludina vivipara*. Biol. Zentralblatt Bd. 28
- Rabl, C. 1885. Ueber Zellteilungen. Morph. Jahrb. Bd. 18.
- Derselbe. 1915. Eduard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 88.
- Rappéport, T. 1917. Zur Spermatogenese der Süßwasser-Tricladen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14.
- Rath, O. von. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40.
- Derselbe. 1893. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculata*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.
- Derselbe. 1895. Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
- Rawitz. 1895 a. Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
- Derselbe. 1895 b. Ueber den Einfluß der Osmiumsäure auf die Erhaltung der Kernstrukturen. Anat. Anz. Bd. 10.
- Régaud, Cl. 1899. Sur la morphologie de la cellule de sertoli et sur son rôle dans la Spermatogénèse des Mammifères. C. R. Ass. d. Anat. Paris. u. a. a. O.
- Derselbe. 1901. Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. d'Anat. micr. Bd. 4.
- Rückert, J. 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7.
- Derselbe. 1893. Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte Bd. 4.
- Derselbe. 1894. Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 3.
- Derselbe. 1896. Nochmals zur Reduktionsfrage. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.
- Schiller, J. 1908. Ueber künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyklops. Zool. Anz. Bd. 32.
- Derselbe. 1909. Ueber künstliche Erzeugung „primitiver“ Kernteilungsformen bei Cyklops. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 27.
- Schleip, W. 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24.
- Schmidt, V. 1904. Studien über Ovogenese I. Die Wachstumsperiode der Eier von *Proteus anguineus*. Anat. Hefte Bd. 27.
- Schöneberg, K. 1913. Die Samenbildung bei den Enten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83.

- Schoenfeld, H. 1900. La Spermatogénèse chez le Taureau. Bibl. Anat. Bd. 17.
- Derselbe. 1901. La Spermatogénèse chez le Taureau. Communication préliminaire. Arch. de Biol. Bd. 18.
- Derselbe. 1901. La Spermatogénèse chez le Taureau et chez les Mammifères en générale. Ibidem.
- Schreibers, C. von. 1801. A Historical and Anatomical description of a doubtful Amphibious Animal of Germany called by Laurenti *Proteus anguinus*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Part. II.
- Derselbe. 1819. *Proteus anguinus*. Viennae.
- Derselbe. 1819. Journal de Phys. Bd. 88.
- Schreiner, A. und K. E. 1904. Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. 24.
- Dieselben. 1905. Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. Arch. de Biol. Bd. 21.
- Dieselben. 1906 a. Neue Studien über die Chromatinreifungen der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* (Laur), *Spinax niger* (Borap) und *Myxine glutinosa* (L). Arch. de Biol. Bd. 22.
- Dieselben. 1906 b. Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.
- Dieselben. 1906 c. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis*. Arch. de Biol. Bd. 22.
- Dieselben. 1906 d. Neue Studien usw. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis*. Anat. Anz. Bd. 29.
- Dieselben. 1906 e. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris Onisciformis*. Arch. de Biol. Bd. 22.
- Dieselben. 1907. Neue Studien usw. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Enteroxenos Oestergreni* Bonn. Vid selsk. Skr.
- Dieselben. 1908 a. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Vid. selsk. Skr.
- Dieselben. 1908 b. Zur Spermienbildung der Myxinoiden. (Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*). Arch. f. Zellforsch. Bd. I.
- Starke, J. 1895. Ueber Fettgranula und eine neue Eigenschaft des Osmium tetraoxydes. Du Bois-Reymonds. Arch. f. Physiol.
- Stevens. 1905. Studies in Spermatogenesis. I. With a special reference to the „Accessory chromosome“. Carnegie Inst. Publ. u. a. a. O.
- Stieve, H. 1913. Zur Oogenese des Haushuhnes. Sitzungsberichte der Ges. f. Morphol. u. Physiol. München.
- Derselbe. 1918 a. Ueber experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (*Gallus domesticus*). Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44.

- Derselbe. 1918 b. Die Spermatogenese des Grottenolmes. Anat. Anz. Bd. 51.
- Derselbe. 1918 c. Die Entwicklung der Eierstockeies der Dohle (*Colaeus monedula*). Ein Beitrag zur Frage nach den physiologischerweise im Ovar stattfindenden Rückbildungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92.
- Derselbe. 1919. Anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzung des Grottenolmes (*Proteus anguineus* Laur.). Anat. Hefte Bd. 56.
- Strasburger. 1900. Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Cilienbildung im Pflanzenreich. Jena.
- Tretjakoff, D. 1904. Die Spermatogenese bei *Askaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55.
- Vejdowsky. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag.
- Derselbe. 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Prag. (Kgl. Böhm. Gesellsch. der Wissensch.)
- Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen. In Oskar Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.
- Wassermann, F. 1913. Die Oogenese von *Zoogonus mirus*. Lss. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83.
- Winiwarter, H., von. 1899. Le corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du lapin. Arch. de Biol. Bd. 16.
- Derselbe. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Ibidem Bd. 17.
- Derselbe und Sainmont. 1909. Nouvelles Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat) Chapitre IV. Ibidem Bd. 24.
- Dieselben. 1912. Nouvelles recherches etc. (Extrait des Archives de Biol. t. 24 1908—09) Liège.

Erklärung der Abbildungen.

Abb. 1—6 wurden von Frl. Berta Neresheimer in München hergestellt, alle übrigen Abbildungen von mir selbst. Die Schnittdicke der den Abbildungen zugrunde liegenden Präparate betrug, soweit nicht ausdrücklich anderes bemerkt, 10 μ .

Vergrößerung Abb. 1—6 Leitz Objektiv 5, Okular 0, Tubuslänge 160 mm, Zeichentisch in der Höhe des Objektisches.

Abb. 7—125 Vergrößerung Zeiß homogene Immersion 2 mm. Num. Apertur. 1,30, Compens. Okular 8, Zeichentisch 4 cm höher als der Objektisch. Alle Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen.

Tafel VI.

1. Längsschnitt durch eine Samenampulle während der Vermehrungsperiode. In ihrem Inneren mehrere Cysten, zwischen diesen weite Lymph-

spalten. Alle Spermatogonien einer Cyste im gleichen Stadium der Mitose. Im Grunde der Ampulle Restspermatogonien. Granula in den Cystenzellen. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

2. Querschnitt durch die oberflächlichen Teile einer Ampulle unmittelbar vor der Ausstoßung der Spermatozoen. Weites umgebendes Blutgefäßnetz. Spermatozoenbündel in typischer Lagerung zu den Cystenzellen, deren Leib von Fadenstrukturen durchsetzt ist. Ampullenzellen ganz plattgedrückt. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

3. Querschnitt durch eine Ampulle kurze Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Cystenzellen deutlich gegen einander abgegrenzt, in ihrem Inneren an einzelnen Stellen noch zusammengerollte Spermatozoen. Der Leib der Cystenzellen mit Granulis erfüllt, an vereinzelter Stellen zugrunde gehende Zellen mit gelb gefärbten Kernleichen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

4. Querschnitt durch eine Ampulle längere Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Cystenzellen wie bei Abbildung 3, ihr Protoplasma zum Teil vakuolisiert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

5. Querschnitt durch eine Samenampulle kurze Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Die Cystenzellen mit osmierten Granulis mehr oder weniger stark gefüllt, auch in den Ampullenzellen zahlreiche Granula. Einige Kerne der Cystenzellen in fettiger Degeneration begriffen. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

6. Querschnitt durch eine Ampulle längere Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Alle Cystenzellen mit osmierten Granulis vollgepfropft, so daß keine Einzelheiten mehr zu erkennen sind. In den Ampullenzellen nur spärliche osmierte Granula. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

Tafel VII.

7. Einzelne in den Lücken des Bindegewebes liegende Zelle, sehr schmaler Protoplasmaleib, feines Chromatingerüst. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

8. Einzelliegende Zelle mit sehr chromatinreichem Kern, großem Protoplasmaleib, halbmondförmiger Sphäre und deutlich erkennbarem Centriol. Fix. Subl. Eisessig. Hämatoxylin Heidenhain.

9. Gruppe von Spermatogonien oder indifferenten Zellen. Zellgrenzen nicht deutlich erkennbar. Fix. Subl. Eisessig. Hämatoxylin Heidenhain.

10. Große Spermatogonien, Centriol deutlich erkennbar, Zone nicht darstellbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

11. Große Spermatogonie aus einem Ruhezodien mit echten Nukleolen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain.

12. Restspermatogonie aus einem Hoden im Höhepunkt der Geschlechtstätigkeit. Im sehr chromatinreichen Kern ein Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig. Hämatoxylin Heidenhain.

13. Große Spermatogonie eines Ruhezodens mit auffallend großem Protoplasmaleib. Fix. Subl. Eisessig. Safranin-Lichtgrün.

14. Große Spermatogonie in einem Ruhezoden $\frac{1}{2}$ mm von der Oberfläche des Organes entfernt gelegen. Kern von osmierten Gerinnseln ausgefüllt. Nur einige größere Chromatinbrocken erkennbar. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

15. Große Spermatogonie aus dem nämlichen Hoden wie 14, 1 mm von der Oberfläche des Organes entfernt. Beginn der Spirembildung, 2 große Chromatinklumpen. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

16. Große Spermatogonie aus einem Ruhezoden, Verteilung des Chromatins auf das Kerngerüst, das als Folge der Osmiumsäurewirkung etwas undeutlich erscheint. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

17—38. Spermatogonien.

17—30. Große Spermatogonien.

17. Weitere Bildung des Spirems, Chromatinvermehrung, Verschwinden des Liningerüsts. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

18. Ausgebildetes Spirem, das Liningerüst des Kernes nicht erkennbar. Die körnige Zone legt sich dem Kern halbmondförmig an. Centriol nicht dargestellt. Die Zelle liegt gut 1 mm von der Oberfläche des Organes entfernt. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

19. Ausgebildetes Monospirem, die Zelle liegt unmittelbar unter der Oberfläche des Hodens. Der sehr lange Faden erscheint äußerst dünn, sonst keinerlei Kernstruktur erkennbar. Die Zelle entstammt dem nämlichen Hoden wie die in Abbildung 20 und 21 wiedergegebenen. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

20. Monospirem, nur der Kern ausgezeichnet, Größe des Protoplasmaleibes angedeutet. Der Faden scheint aus einzelnen, quergestellten Stäbchen oder Scheiben zu bestehen (Folge der Fixierung?). Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

21. Monospirem. Der Faden zeigt eine gewisse Orientierung gegen das Polfeld zu. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

22. Zerfall des Spirems in 18 einzelne Chromosomen. Im Plasma Strahlung angedeutet, Centriol nicht dargestellt. (Rekonstruiert aus 2 Schnitten.) Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

23. Zerfall des Spirems in die Chromosomen. Aus 3 Schnitten rekonstruiert und etwas schematisiert. Fix. Flemming, Safranin.

24. Verteilung der Chromosomen in der ganzen Zelle, Kernmembran zerfallen, Chromosomenzahl 18, Centriol nicht gezeichnet, Strahlenfigur angedeutet. (Rekonstruiert aus 3 Schnitten.) Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

Tafel VIII.

25. Prophase der Teilung, Zusammenziehung der Chromosomen, Centriol und Strahlenfigur deutlich erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

26. Spindel in der Seitenansicht, Längsspalt der Chromosomen deutlich erkennbar. Fix. Subl. konzentriert, Dreifachfärbung nach Flemming.

27. Aequatorialplatte in der Seitenansicht, die beiden Spalthälften der Chromosomen voneinander abgerückt. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

28. Aequatorialplatte in Polansicht aus dem noch ruhenden Teil eines Hodens zu Beginn der Fortpflanzungszeit, 36 Chromosomen, rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

29. Aequatorialplatte in Polansicht, 36 Chromosomen, die sich zum Teil gegenseitig überdecken. Rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

30. Aequatorialplatte in Polansicht. Alle Chromosomen in einem 15 μ dicken Schnitt, 36 an der Zahl, zum Teil sich verdeckend. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming. (Die verschiedene Dicke der Chromosomen in Abbildung 28, 29 und 30 beruht zum Teil sicherlich auf dem Einfluß der verschiedenen Fixierungsmittel.)

31. Kleine Spermatogonie aus dem nämlichen Hoden wie Abbildung 28. Aequatorialplatte in Polansicht, 36 Chromosomen, rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

32. Kleine Spermatogonie, Aequatorialplatte in Polansicht aus dem nämlichen Hoden wie Abbildung 29, rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

33. Große Spermatogonie eines Ruhehodens in Diakinese, Chromosomen locker gelagert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

34. Tochterstern einer kleinen Spermatogonie in Polansicht vor dem Zusammenrücken der Chromosomen. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

35. Große Spermatogonie, Tochtersterne in Seitenansicht. Zusammenrücken der Chromosomen, Polfeld gut erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

36. Große Spermatogonie, Tochterstern in Polansicht, starkes Zusammenrücken der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

37. Auflockerung der Chromosomen, zentrale Lagerung des Kernes, Abschnürung der Tochterzellen, Zwischenkörperbildung. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

38. Ausbildung der Tochterkerne, Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden. Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

Tafel IX.

39. Jüngste Spermatocyte, Chromatin in dicken Balken gelagert, Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

40—68. Spermatocyten.

40. Jüngste Spermatocyte wie Abb. 39. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

41. Etwas ältere Spermatocyte aus den tiefen Schichten des Hodens. Fix. Flemming, Safranin Lichtgrün.

42. Feines, chromatisches Netzwerk, Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

43. Spermatocyte gegen Ende der Wachstumsperiode, zeigt den nämlichen Bau wie Abbildung 42. Chromatin läßt anscheinend netzigen Bau erkennen, das ganze Kerngerüst besteht ausschließlich aus Basichromatin, ein chromatischer Nucleolus, keine Lininfäden. Fix. Subl. Eisessig, Safranin Lichtgrün.

44. Spermatocyte nach Beendigung der Wachstumsperiode mit schöner Ausbildung des dünnen, richtungslosen Knäuels. Großer Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

45. Wie 44. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

46. Dünner, richtungsloser Knäuel, zeigt sehr deutlich die Zusammensetzung des Fadens aus einzelnen Körnern. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

47. Beginn der polaren Orientierung. Ein basichromatischer Nucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

48. Fortschreitende Orientierung des Fadens. Die Grenze zwischen orientiertem und nicht orientiertem Kernteil kommt sehr deutlich zur Geltung. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

49. Fortschreitende Orientierung, zeigt deutlich den Unterschied im Bau des Fadens im orientierten und nicht orientierten Teil des Kernes. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

50. Vollendete polare Orientierung. Der ganze Faden besteht aus kleinen quergestellten Stäbchen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

51. Polargerichteter Knäuel zeigt besonders schön die verschiedene Länge der einzelnen Schlingen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

52. Polargerichteter Knäuel von der Gegenpolseite aus gesehen. Die polare Orientierung kommt hier nicht zur Geltung. Beginn der Ausbildung der seitlichen Ausläufer. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

53. Polargerichteter Knäuel, 5 μ dicker Schnitt, läßt deutlich die Kontinuität des Fadens erkennen. Plasmaleib nur angedeutet. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

54. Wie 53 5 μ dicker Schnitt. Fix. Flemming (tiefste Schicht), Hämatoxylin Heidenhain.

55. Polargerichteter Knäuel, Schnitt durch die Polseite des Kernes, senkrecht zur Verlaufsrichtung der Fadenturen. 36 Fadenquerschnitte. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

56. Polargerichteter Knäuel, läßt sehr deutlich die Kontinuität des Fadens und seine Zusammensetzung aus einzelnen quergestellten Stäbchen erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

57. Bildung der seitlichen Ausläufer. Die zentrale Verdickung der Stäbchen ist deutlich zu erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

58. Stärkste Ausbildung der seitlichen Ausläufer, perlschnurartiger Bau des noch vollkommen polar orientierten Fadens. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

59. Dicker, richtungsloser Knäuel, die seitlichen Ausläufer abgeschmoizen, Orientierung nicht mehr zu erkennen, perlschnurartiger Bau des Fadens, deutliche Lininbrücken. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

Tafel X.

60. Längsspaltung des Fadens und Zerfall in einzelne Chromosomen. Die Lininbrücken nicht deutlich dargestellt. Fix. Flemming stark, tiefste Schicht des Hodens, Hämatoxylin Heidenhain.

61. Konzentration des Chromatins, Verkürzung und Verdickung der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

62. Spermatocyte nach der Teilung des Fadens in einzelne Chromosomen, von denen 18 nachweisbar sind. Lininbrücken schlecht erkennbar. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

63. Stärkere Konzentration des Chromatins. Oberfläche der Chromosomen wohl als Folge der Fixierung rau. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

64. Stadium wie Abbildung 63, schlecht differenziert. Die parallel liegenden Chromosomenspalthälften zum Teil durch Farbniederschläge verbunden, so daß unklare Bilder entstehen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

65. 18 einzelliegende, längsgespaltene Chromosomen, die zum Teil deutlich ihre paarweise Zusammengehörigkeit erkennen lassen. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

66. 18 einzelliegende, längsgespaltene Chromosomen. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

67. Vollendete Konjugation der Chromosomen, 9 ausgebildete Vierergruppen, nur bei einer von ihnen ist der Querspalt noch zu erkennen (rechts oben). Mehrere erscheinen an der Vereinigungsstelle winkelig geknickt. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

68. Kern unmittelbar vor der ersten Reifungsteilung. Rekonstruiert aus 2 Schnitten, nur der oberste Schnitt ausgezeichnet, die in ihm enthaltenen Chromosomen verdecken die anderen zum Teil. 10 Chromatingebilde, die 2 kleinen unten in der Zelle gelegenen gehören offenbar zu einer Tetrade. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

69. Spermatocyte unmittelbar nach dem Verschwinden der Kernmembran, ein Teil der Tetraden in der Mitte der Zelle zusammengedrückt. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

70. Prophase der ersten Reifungsteilung, gleich nach dem Verschwinden der Kernmembran, läßt besonders schön die winkelige Knickung der Tetraden an der Vereinigungsstelle der Chromosomen erkennen. Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht. Dreifachfärbung nach Flemming.

71. Prophase der ersten Reifungsteilung, winkelige Knickung der Tetraden, Centriolen auseinanderrückend, deutliche Strahlenfigur. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

72. Seitenansicht der Spindel, Einordnung der Vierergruppen im Äquator. Unten typische Form der Tetraden, oben hat das Auseinanderrücken der Längshälften schon begonnen, hier zeigen die Tetraden schon T-Form. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain, Schnittdicke 15 μ .

73–85. Erste Reifungsteilung.

73. Äquatorialplatte in der Polansicht. Oberflächlichste Schicht des Hodens. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

74. Erste Reifungsteilung vor dem Einrücken aller Tetraden in die Äquatorialplatte, Polansicht der Spindel. Rechts winkelig geknickte Tetrade. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

75. Äquatorialplatte in Polansicht, läßt den Spalt in den Chromosomen deutlich erkennen. Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

76. Äquatorialplatte in Polansicht. Schnittdicke 5 μ . 25 einzelliegende Chromatinklumpen, als Folge der Schnittrichtung, durch die die einzelnen Chromosomen mehrmals getroffen sind. Die verbindenden Chromatinbrücken liegen in anderen Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

77. Äquatorialplatte in Polansicht wie Abbildung 76. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

Tafel XI.

78. Schnitt durch eine Spindel der ersten Reifungsteilung schräg zur Symmetrieachse. Ein kleiner Chromatinklumpen liegt noch außerhalb der Spindel, sonst sind alle Tetraden schon an die Spindelfasern angeheftet und zeigen die typischen Formen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

79. Spindel in Seitenansicht. Rekonstruiert aus 3 Schnitten, 9 Tetraden. Fix. Flemming, tiefe Schicht des Hodens, Hämatoxylin Heidenhain.

80. Spindel in Seitenansicht. Die sehr starke Schrumpfung der chromatischen Substanz läßt die Zusammensetzung der Tetraden aus 4 einzelnen Chromatingebilden besonders deutlich hervortreten. Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Hämatoxylin Heidenhain.

81. Spindel in Seitenansicht. Die in der Mitte der Zelle liegende Vierergruppe zeigt Rautenform, zu beiden Seiten T-förmige Tetraden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

82. Diakinese, die Tetraden zeigen Oesenform. Die blaß gezeichneten unter ihnen, die in der Mitte gelegen sind, lassen deutlich die ungleiche Länge der beiden konjugierten Chromosomen erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

83. Letztes Stadium der Diakinese, nur noch eine Tetrade ösenförmig, im übrigen die Trennung vollzogen, Chromosomen auf die Tochtersterne verteilt. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

84. Tochtersternbildung in Seitenansicht. An jedem Pol liegen 18 einzelne Chromatingebilde, die sich jedoch zum Teil gegenseitig decken. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

85. Etwas weiter vorgerücktes Stadium der Tochtersternbildung, Chromosomen liegen locker, an jedem Pol 18 Chromatingebilde paarweise parallel gelagert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

86. Zusammenrücken der Chromosomen im Tochterstern. Schnittdicke 5 μ . Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

87. Abschnürung der Präspmatiden, Zwischenkörperbildung. Die Chromosomen rücken in die Mitte der Tochterzellen, noch eng aneinander gelagert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

88—100. Präspmatiden.

88. Auflockerung der Chromosomen, die noch typische Lagerung gegen das Polfeld zu zeigen. Zwischenkörper durch Färbung etwas entstellt, Centriolen gut erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

89. Stadium, ähnlich wie Abbildung 88, sehr lockere Lagerung der Chromosomen, in der oberen Zelle das Centriol erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

90. Vollzogene Abschnürung der Präspmatiden. Beginn der Ausbildung der Kernmembran, Auflockerung der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

91. Präspmatide im gleichen Stadium wie 90 in Polansicht. 18 Chromosomen in typischer Lagerung. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

92. Präspmatide unmittelbar nach Ausbildung der Kernmembran. Chromosomen deutlich erkennbar, jedoch nicht mehr gut gegeneinander abgegrenzt. Centriol gespalten, Zone körnig. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

93. Beginn der Chromatinverteilung auf die Lininfäden. Chromosomen als grobe, längliche Klumpen erkennbar. Centriol gespalten, Zone nicht erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

94. Fortschreitende Verteilung des Chromatins, die einzelnen Chromosomen noch als abgrenzbare Körnerhaufen erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

95. Vollkommene Ausbildung des Präspmatidenkernes. Die Bezirke der einzelnen Chromosomen kaum abgrenzbar, nur in der Mitte des Gesichtsfeldes deuten einige dichtere Haufen von Chromatinklumpen die Lage einzelner Chromosomen an. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

96. Beginn der Concentration des Chromatins auf die Chromosomen. Centriolen gespalten, Chromosomen nicht darstellbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

Tafel XII.

97. Fortschreitende Concentration des Chromatins auf die Chromosomen, die nunmehr wieder deutlich als Einzelindividuen zu erkennen sind. Deutliche Lininbrücken, Kernmembran beginnt zu schwinden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

98. Das Chromatin ist wieder vollkommen auf die Chromosomen konzentriert, diese zeigen den nämlichen Bau wie vor ihrem Undeutlichwerden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

99. Chromosomen in typischer Lagerung mit freien Enden gegen die Oberfläche des Kernes zu. Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Dreifachfärbung nach Flemming.

100. Verschwinden der Kernmembran, Chromosomen in der ganzen Zelle verteilt, deutliche paarweise Anordnung. (Rekonstruiert aus 2 Schnitten.) Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema in Textabb. 9, S. 219.)

101—121. Zweite Reifungsteilung.

101. Stadium wie Abbildung 94, Chromosomen unter dem Einfluß der Fixierung sehr stark geschrumpft, zeigen deutliche paarweise Zusammengehörigkeit. (Rekonstruiert aus 2 Schnitten.) Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema Textabb. 10, S. 219.)

102. Präspmatide gleich nach dem Zerfall der Kernmembran, die Lininfäden, welche die Chromosomen miteinander verbinden, sind noch erhalten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

103. Verkürzung und Verdickung der Chromosomen (18 an der Zahl), Zusammenrücken in der Mitte der Zelle. Fix. Subl. konzentriert, Hämatoxylin Heidenhain. (Schema in Textabb. 11, S. 221.)

104. Äquatorialplatte in Polansicht, deutliche paarweise Lagerung der 18 Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema in Textabb. 12, S. 222.)

105. Äquatorialplatte in Polansicht, 18 Chromosomen deutlich erkennbar, gegenseitige Lagerung jedoch nicht so klar wie in Abbildung 104. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema in Textabb. 13, S. 222.)

106. Zusammenrücken der Chromosomen in der Äquatorialplatte, durch ihre dichte Lagerung verliert das Zellbild an Uebersichtlichkeit. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

107. Äquatorialplatte in Polansicht, unmittelbar vor der Diakinese. Der Spalt, welcher die beiden Chromosomen eines Paares trennt, ist in dieser Ansicht nicht zu erkennen, da die beiden Gebilde jeden Paares im Schnitt übereinander liegen. Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

108. Spindel in schräger Richtung zur Symmetrieachse geschnitten, läßt deutlich die paarweise Lagerung der Chromosomen erkennen. Schnittdicke 15 μ . Fix. Subl. Eisessig, Safranin.

109. Spindel in Seitenansicht, 18 Chromosomen zu 9 Paaren vereinigt. Lagerung der Chromosomen mit der Längsachse senkrecht zum Verlauf der Spindelfasern, nur in der Mitte ein Paar endweise aneinander gelegt, parallel zu ihnen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

110. Beginnende Diakinese, Schnittdicke 5 μ , Chromosomen zum Teil zerschnitten, daher ihre Zahl nicht genau feststellbar. Die Trennung der Chromosomen im linken Abschnitt der Zelle noch nicht beendet. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

111. Vollzogene Diakinese, Zelle schräg getroffen, Teile der am oberen Pol liegenden Chromosomen finden sich auf dem nächsten Schnitt. An jedem Pol 9 Chromosomen, ganz unten rechts ein hufeisenförmiges. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

112. Diakinese, die Chromosomen auf alle Abschnitte der Spindel verteilt. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

113. Tochtersterne in Seitenansicht, Schnittdicke 15μ , keine genaue Feststellung der Chromosomenzahl möglich, da sich die Einzelgebilde zu stark überlagern. Am unteren Pol 9 Chromosomen erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

114. Tochterstern in Polansicht. Deutlich 9 Chromosomen erkennbar, 2 davon hufeisenförmig, eines links, sehr klein. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

115. Zusammenrücken der Chromosomen in typischer Lagerung. Centriol deutlich sichtbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

116. Starkes Zusammenrücken der Chromosomen, Polfeld gut erkennbar. Zwischenkörperbildung, Abschnürung der Tochterzellen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

117. Vollzogene Abschnürung der Tochterzellen, Zwischenkörperbildung, starkes Zusammenrücken der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

118. Allerstärkstes Zusammenrücken der Chromosomen. In beiden Tochterkernen keinerlei Einzelheiten mehr erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

119. Auflockerung der Tochterkerne, die einzelnen Chromosomen wieder erkennbar, Auftreten der Lininbrücken. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

120—125. Spermatiden.

120. Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

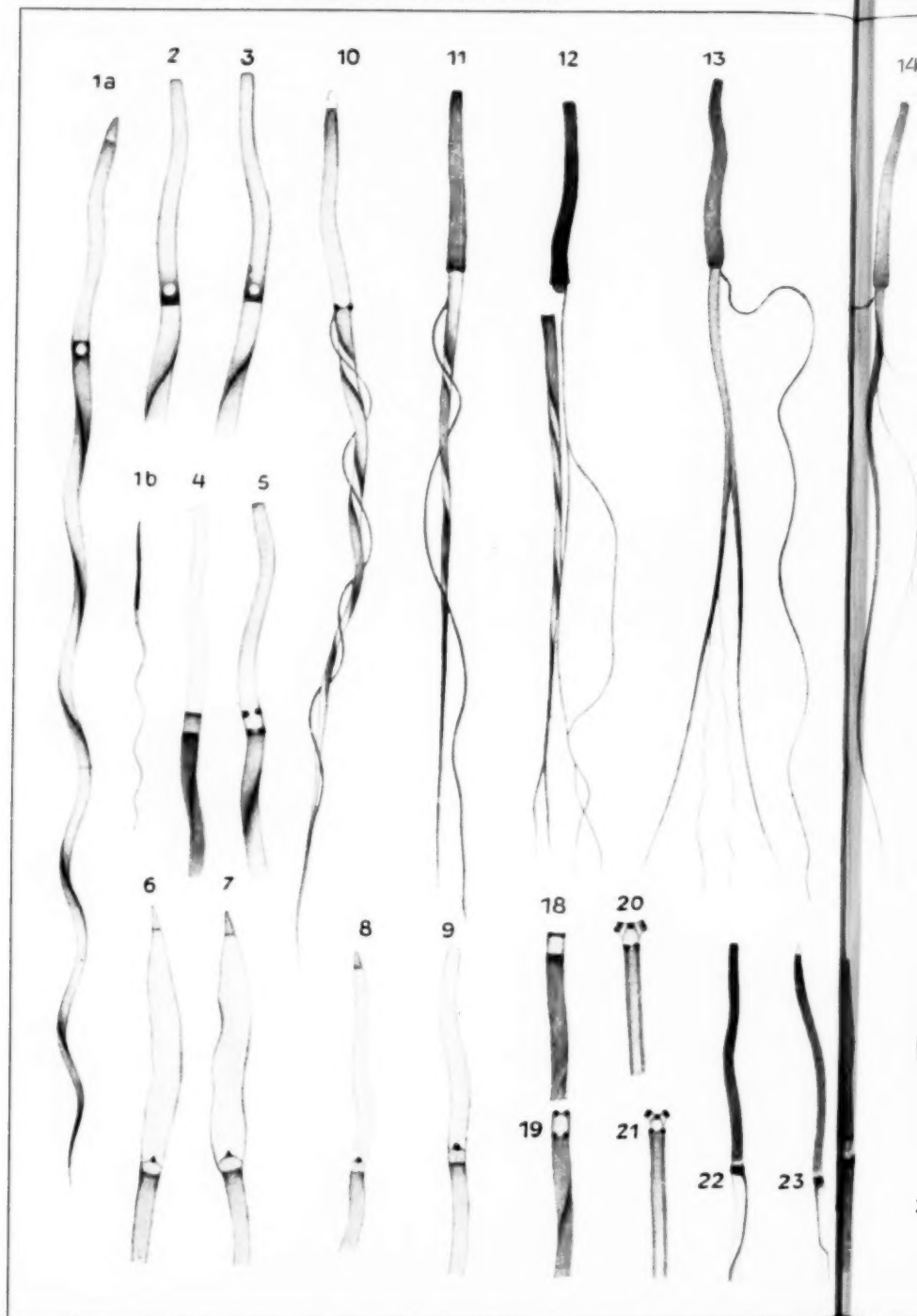
121. Etwas weiter in der Ausbildung fortgeschritten als 120, jedoch noch keine Kernmembran zu erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

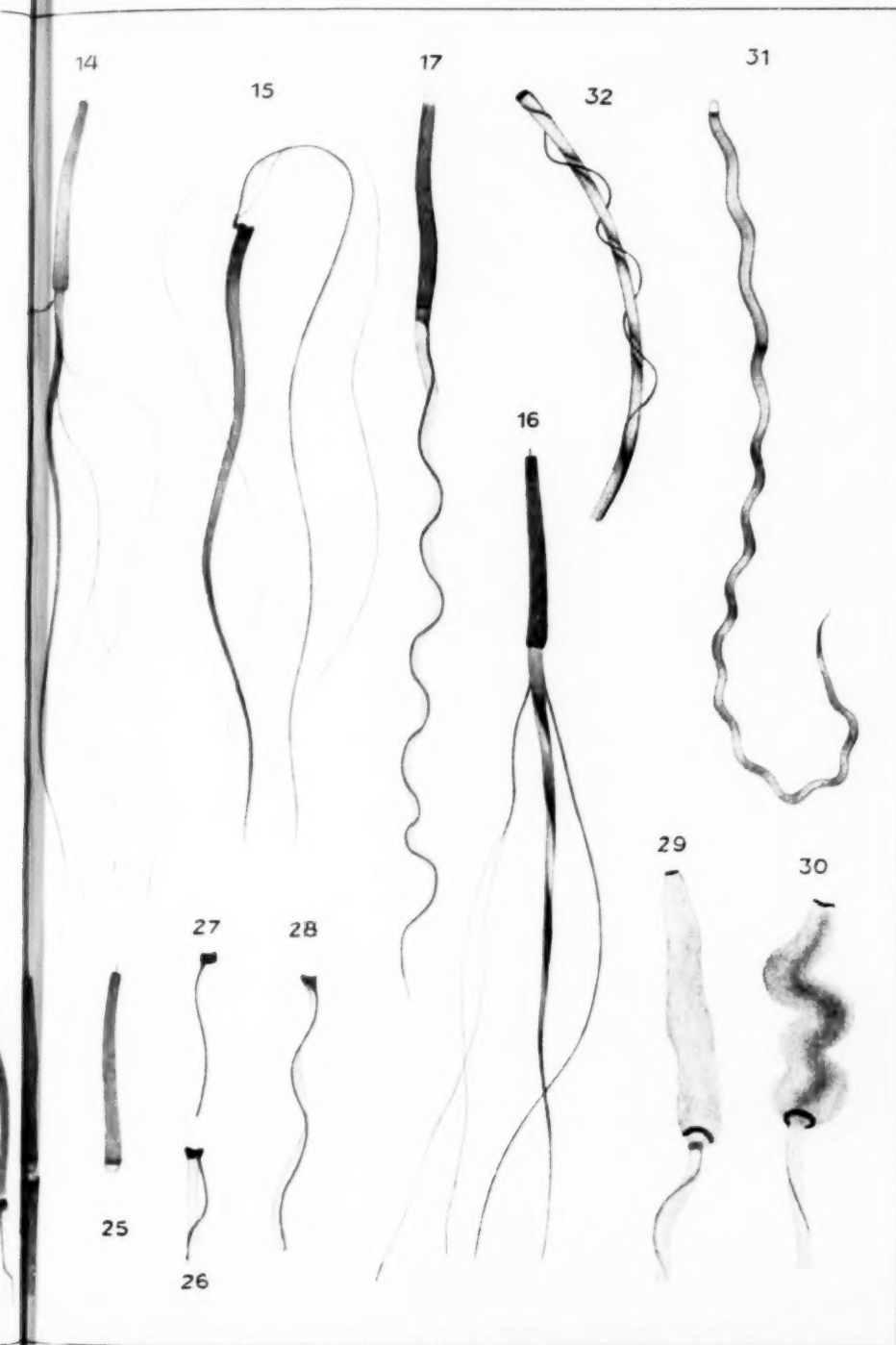
122. Ausbildung der Kernmembran, weitere Verteilung des Chromatins. Fix. Subl. Eisessig, Safranin.

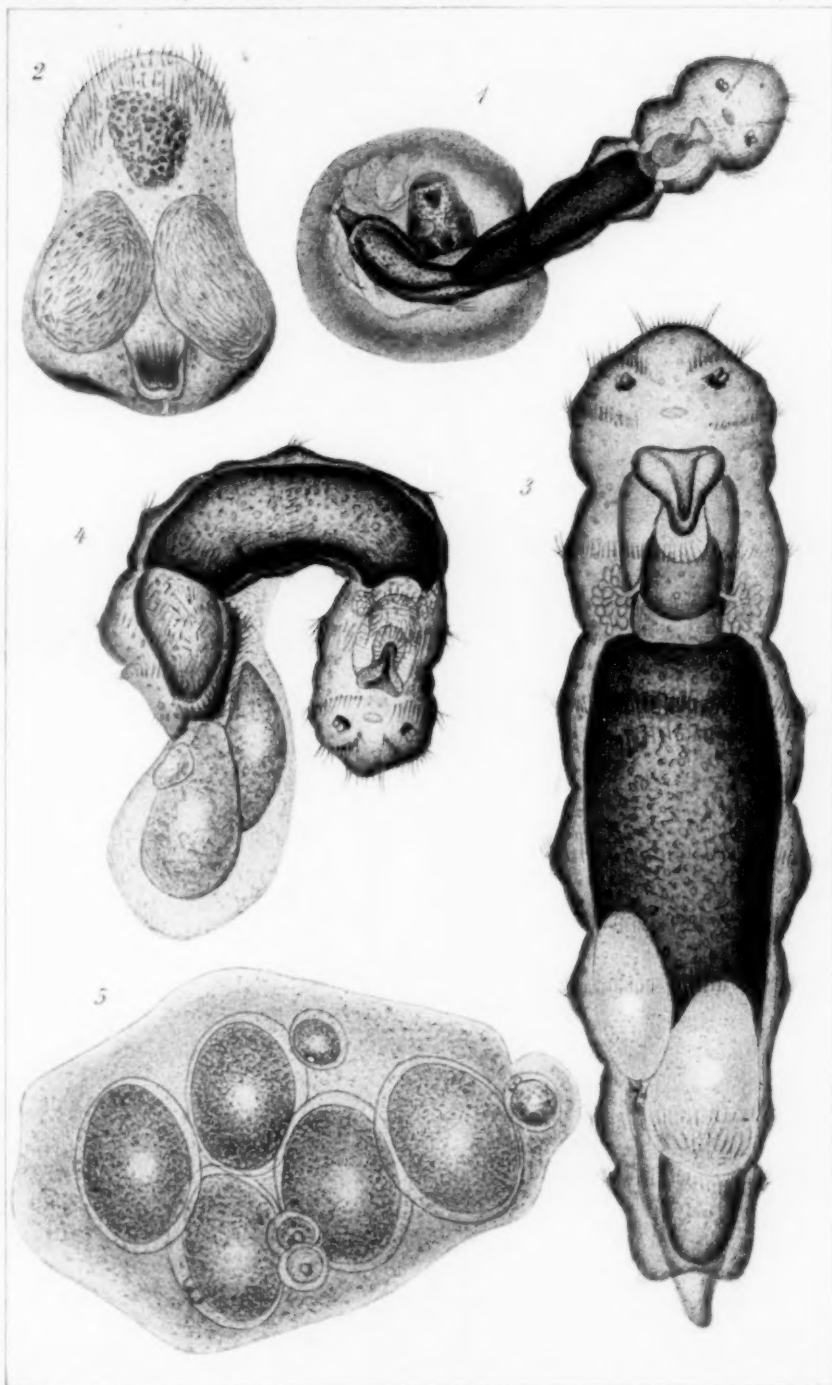
123. Ausbildung der Kernmembran. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

124. Kernvergrößerung, stärkere Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden, beginnende Nukleolenbildung. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

125. Fertige Spermatide am Ende der Spermatocytogenese. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

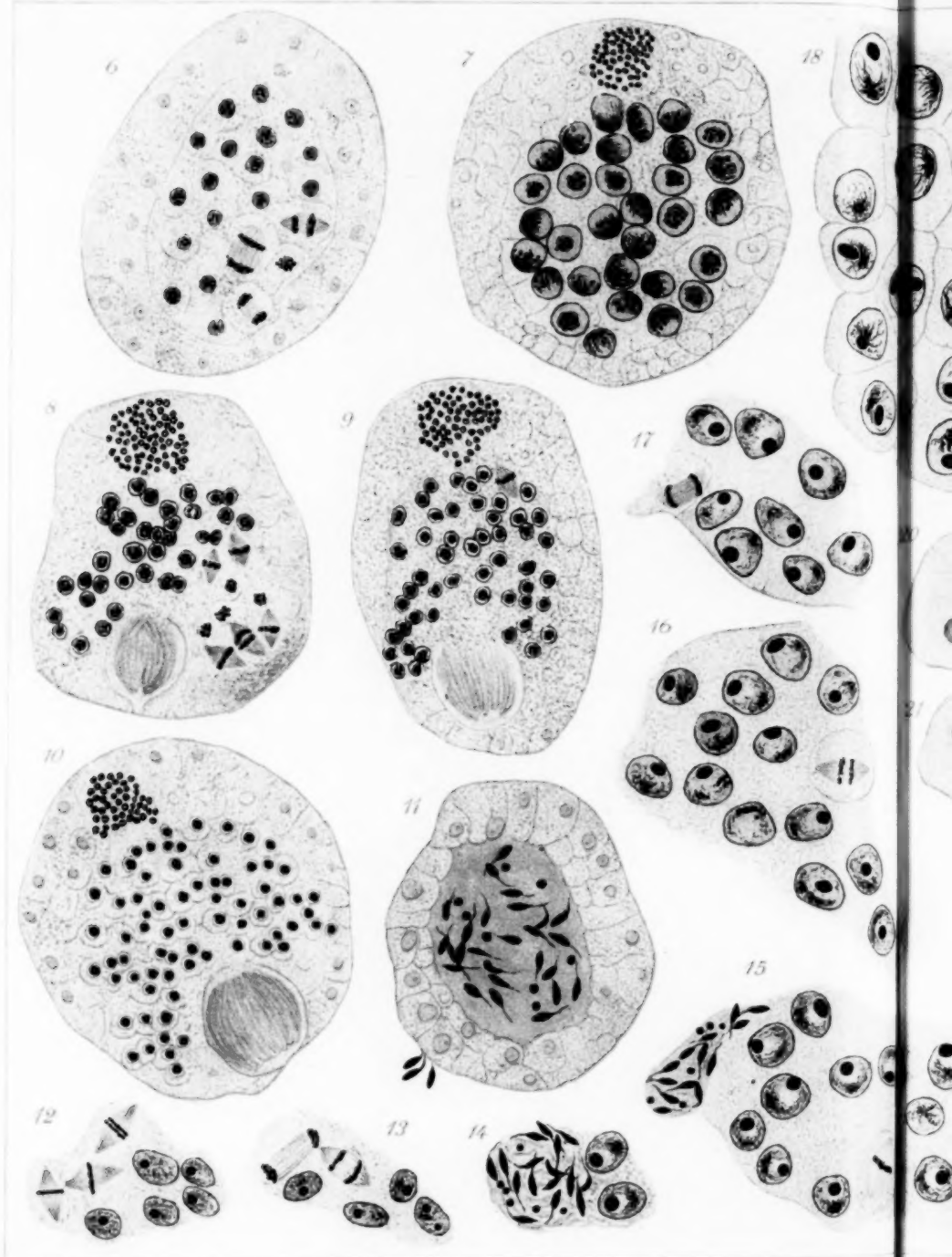


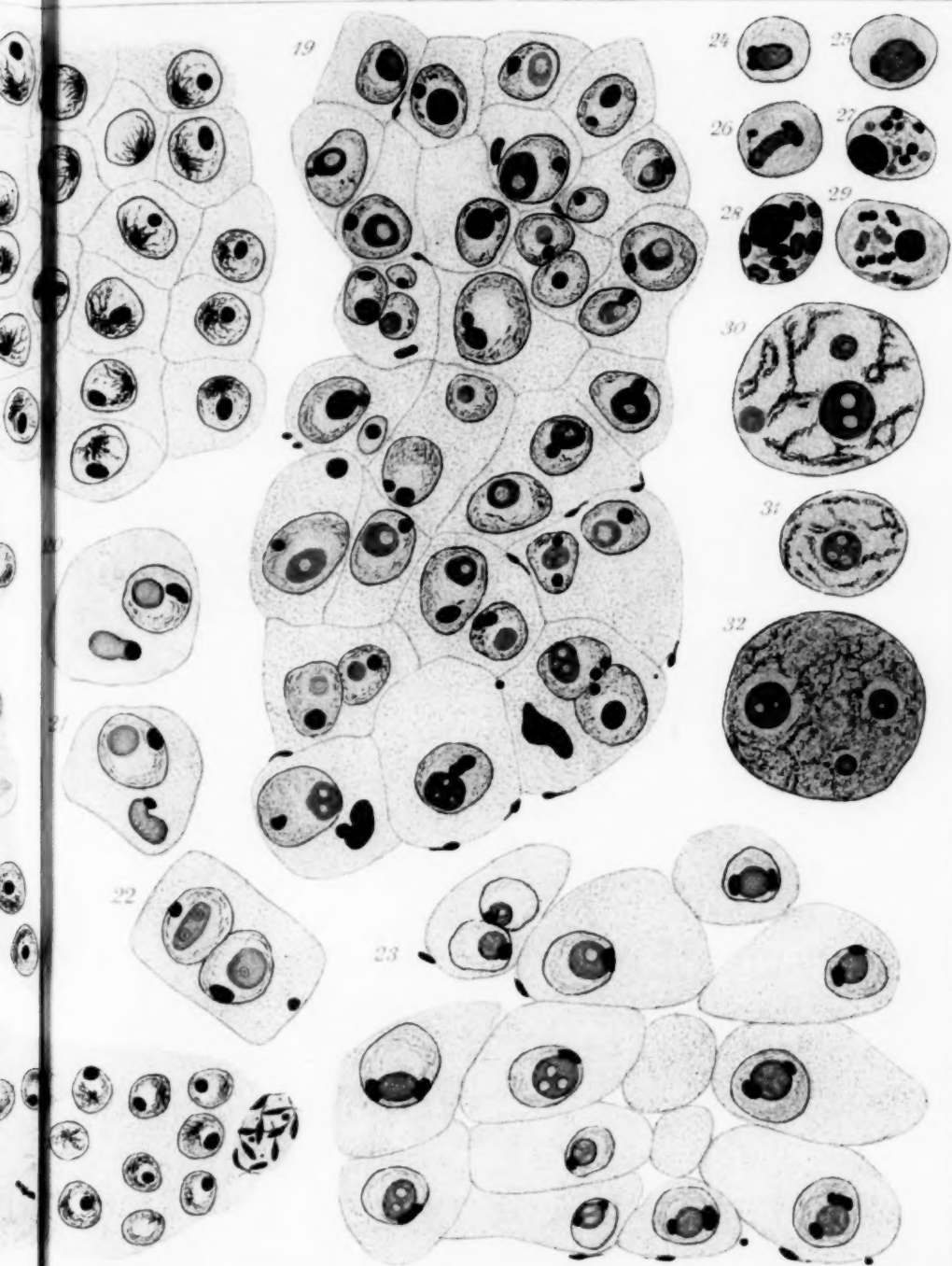


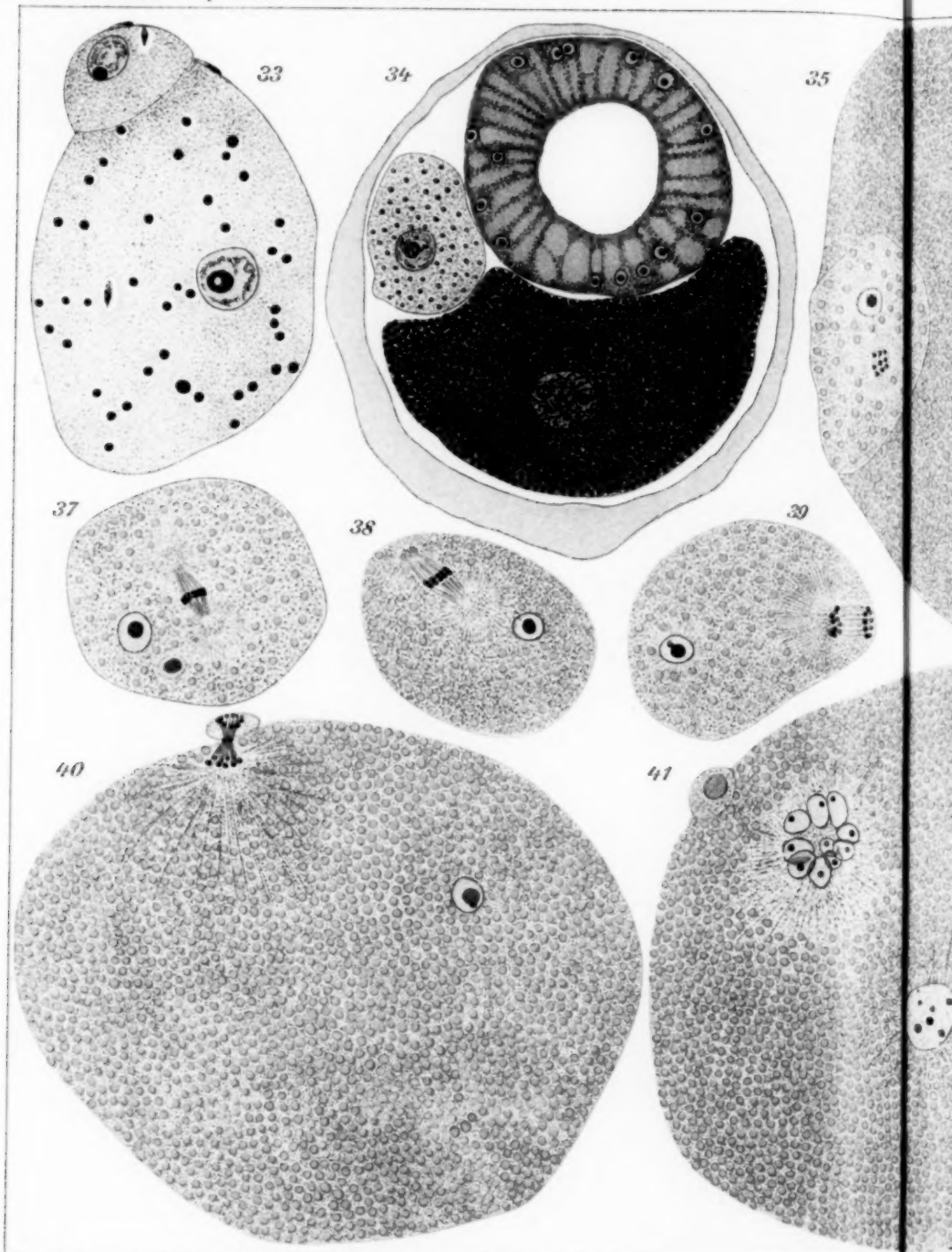


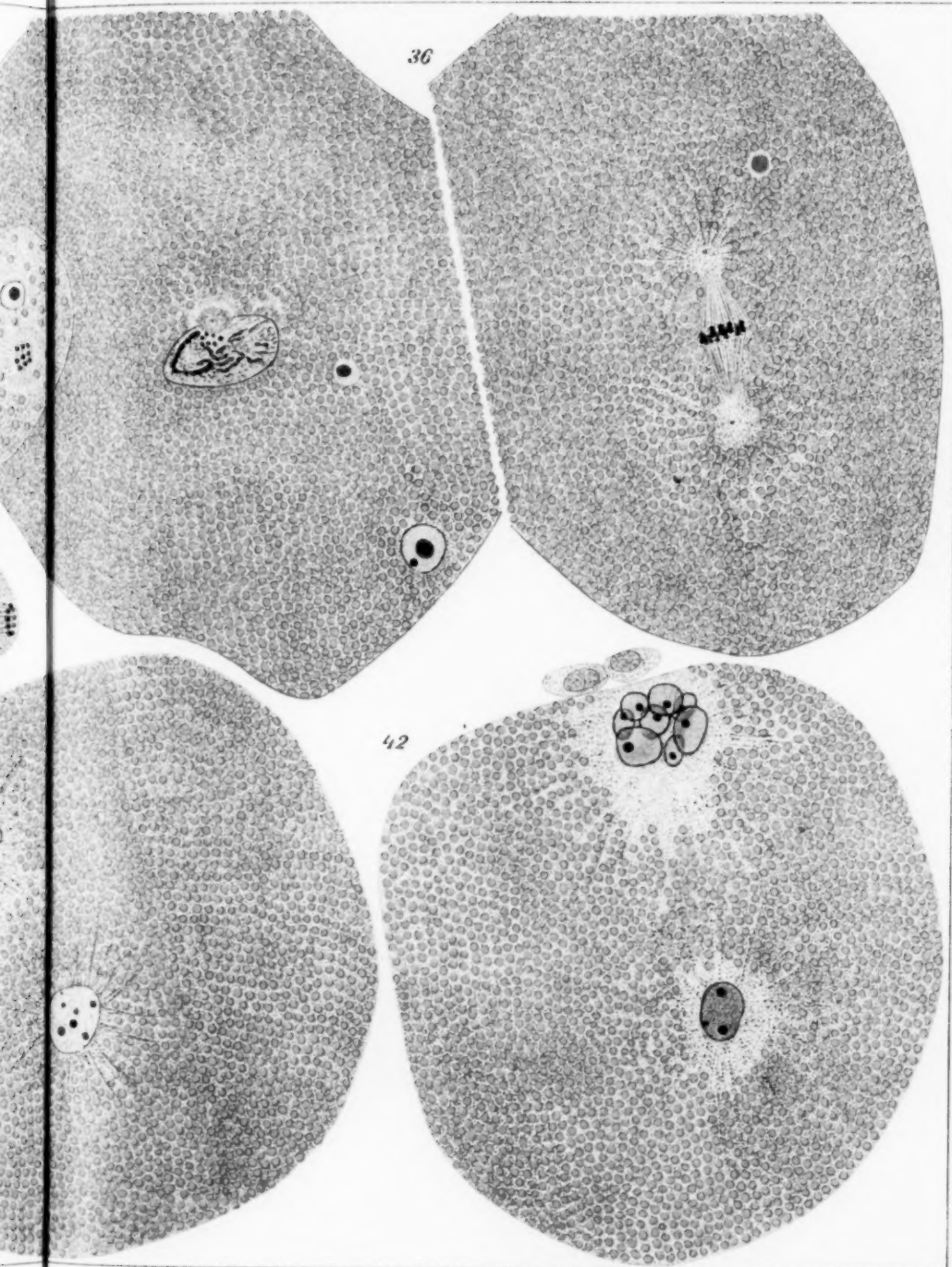
Erythraea Fig. 1. *Schizobrya* Fig. 2. *S. g. g.*

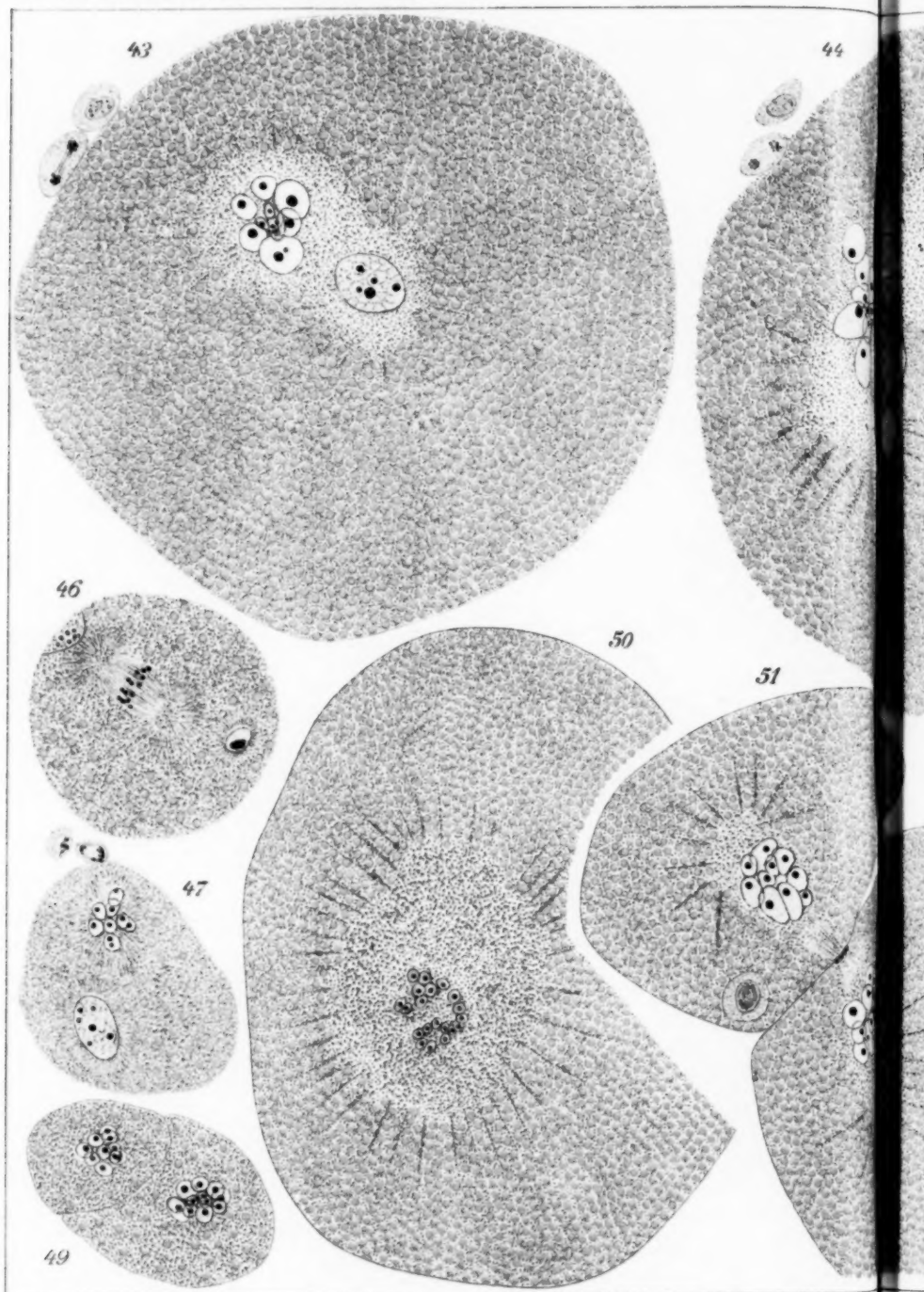
Wien: A. v. S. 1880.

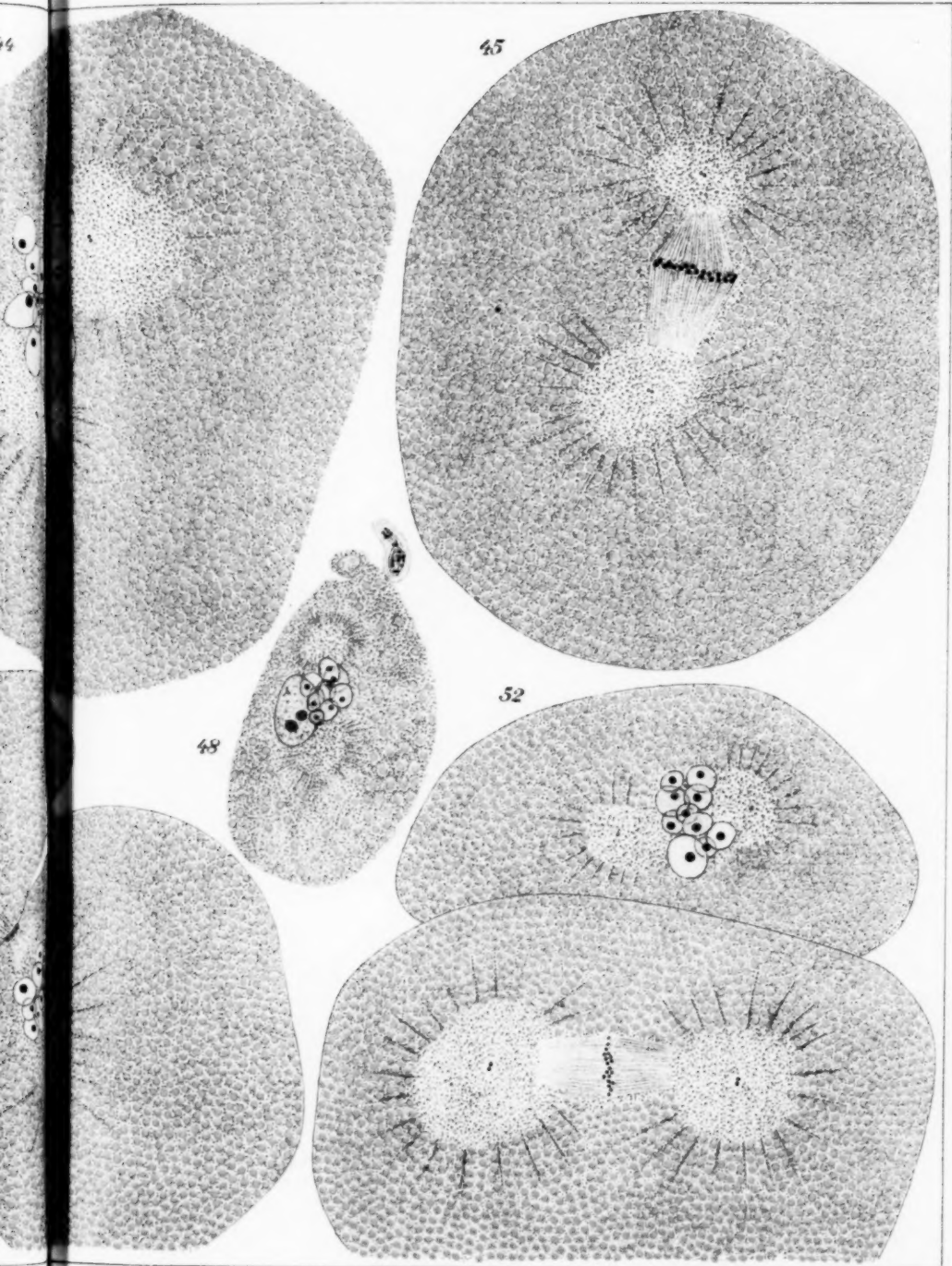


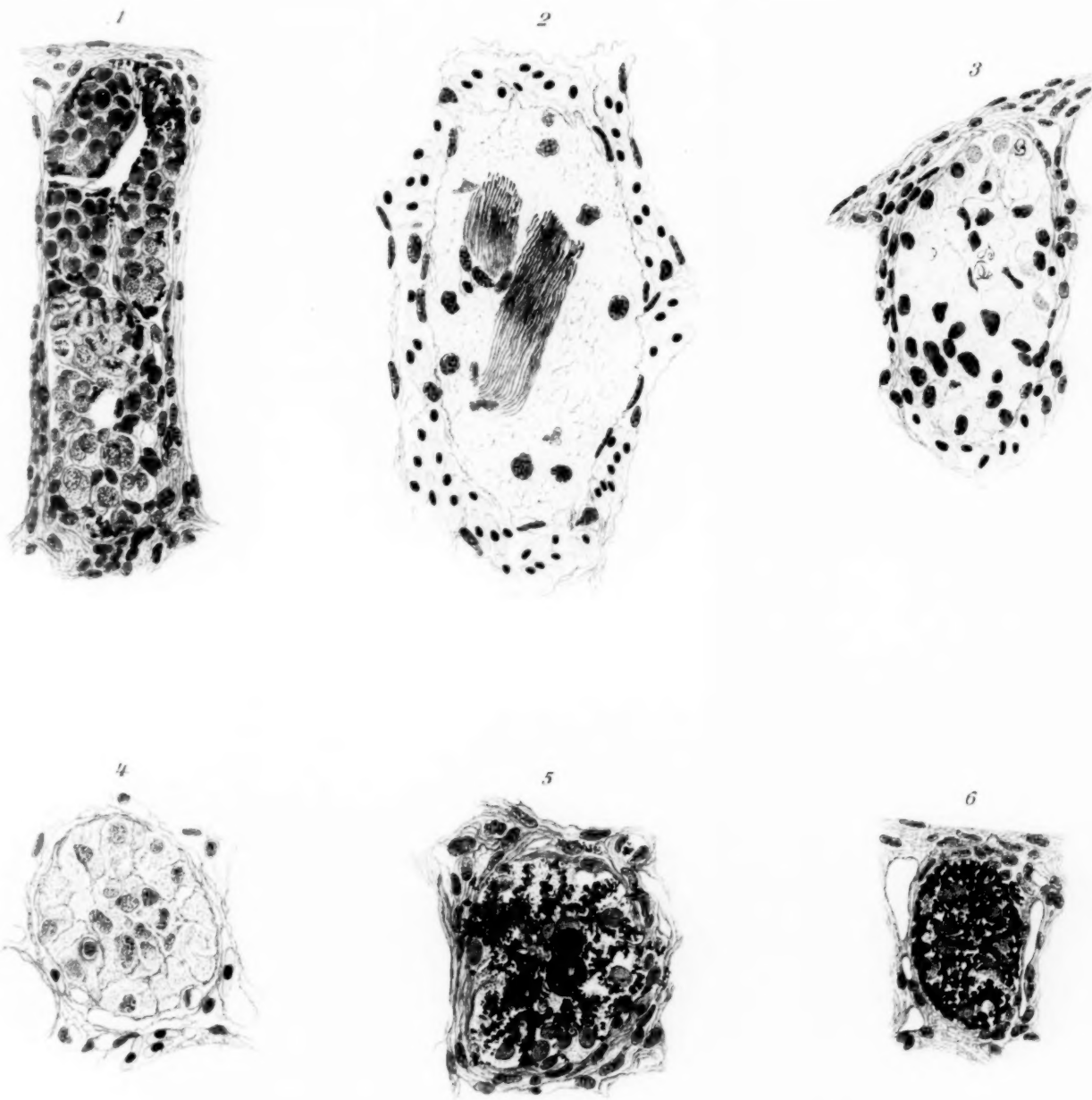


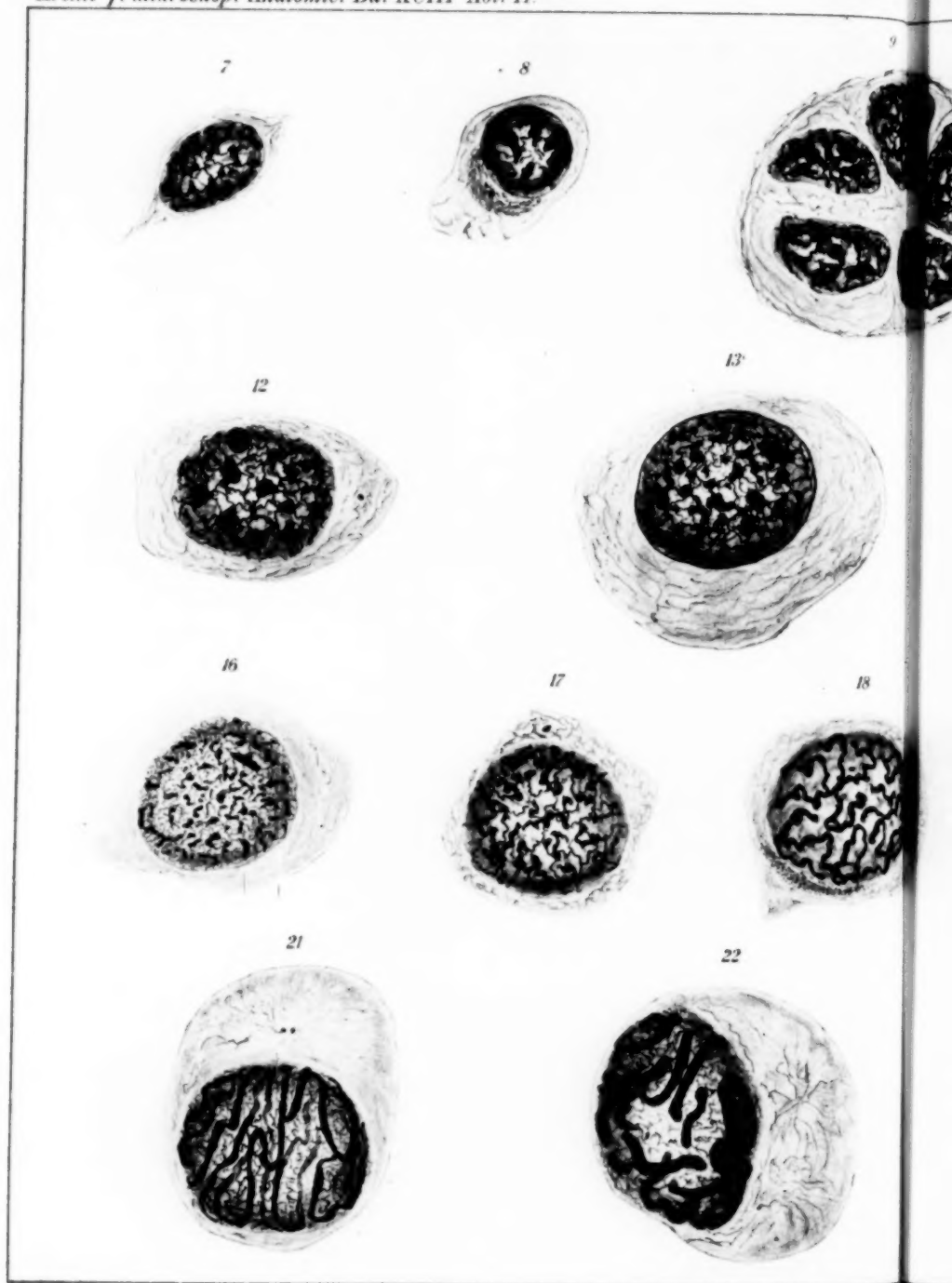


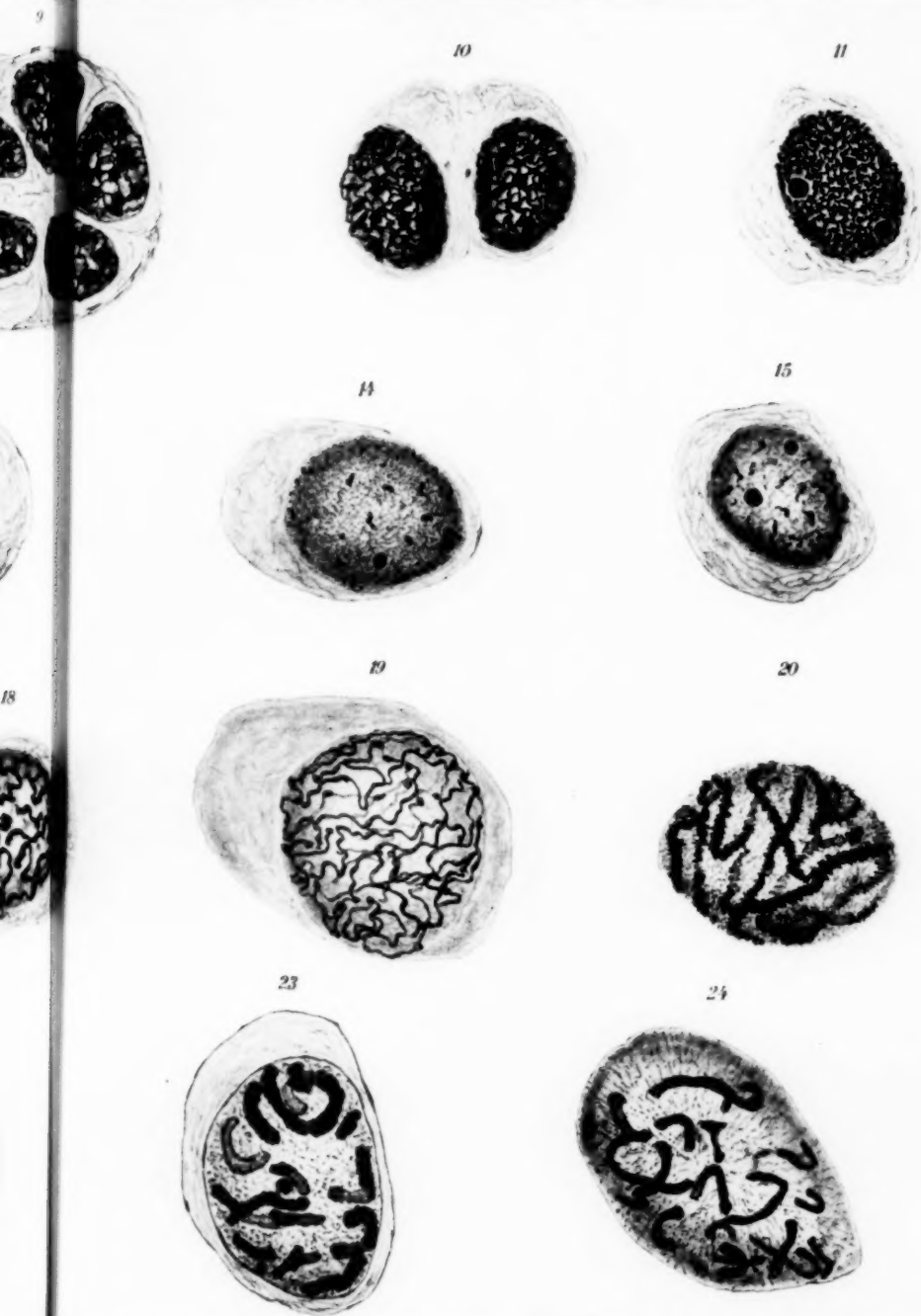








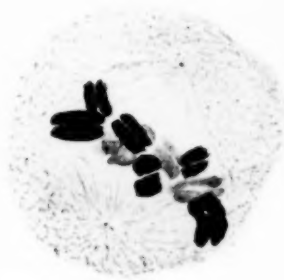




25



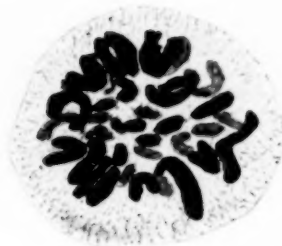
26



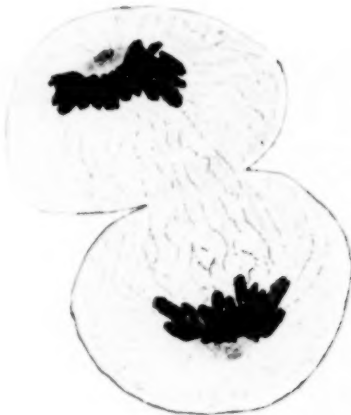
30



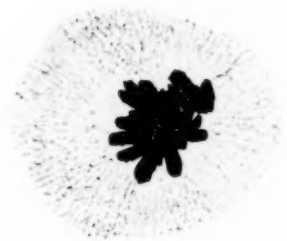
31



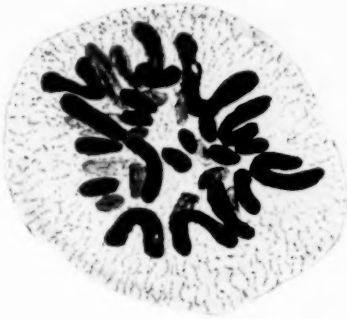
35



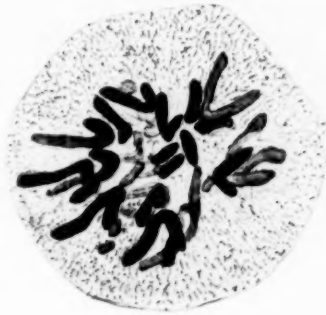
36



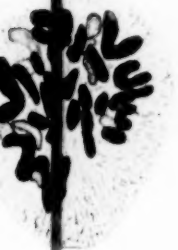
28



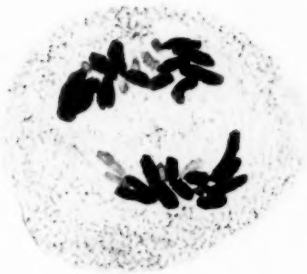
29



32



33



34

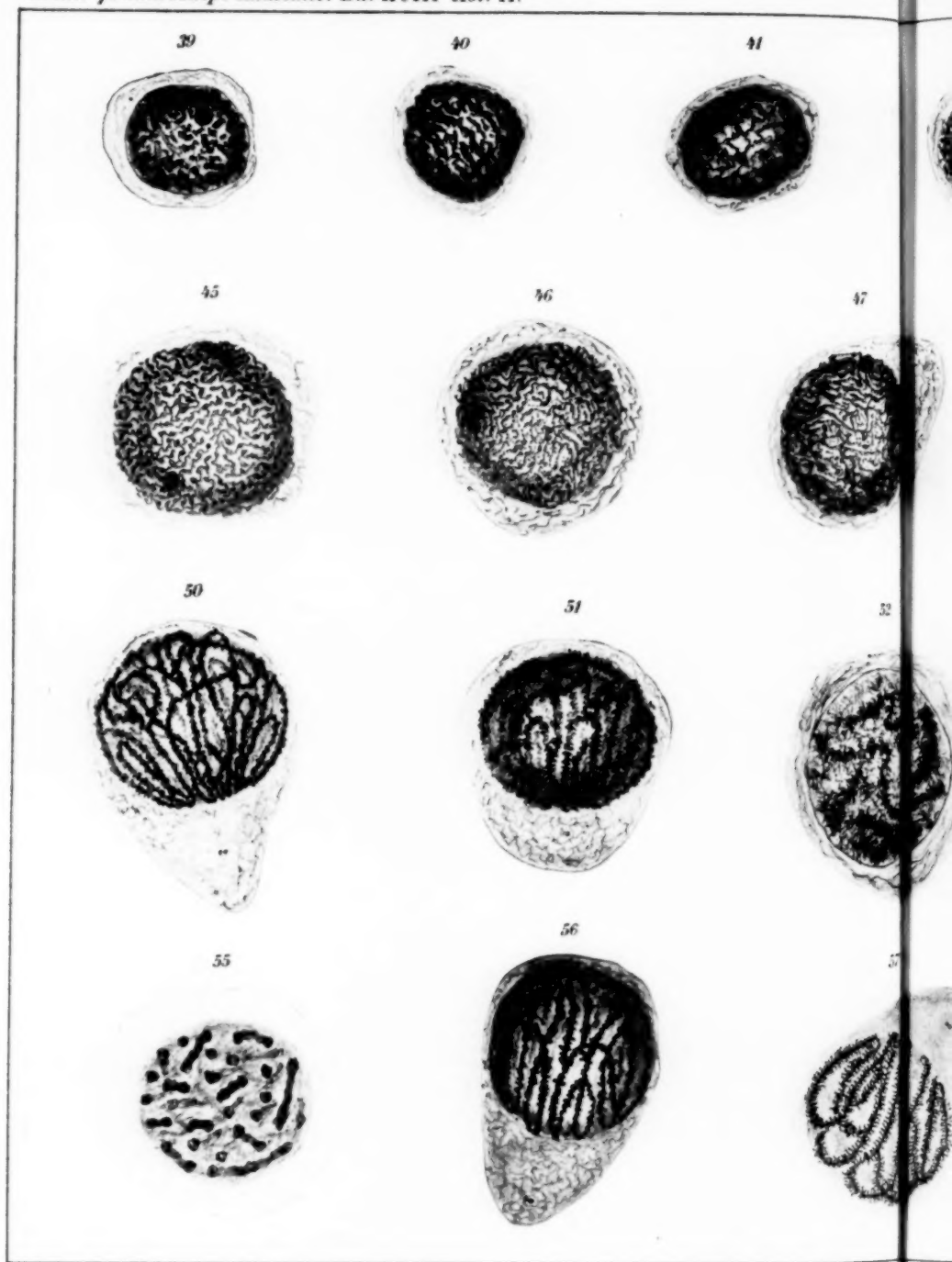


37

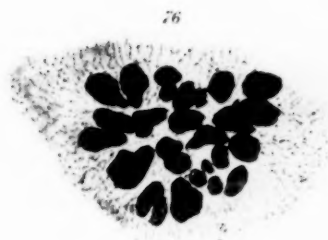
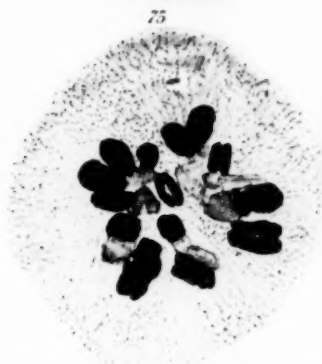
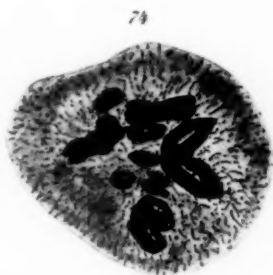
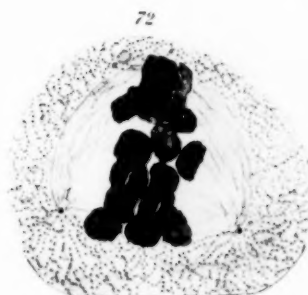
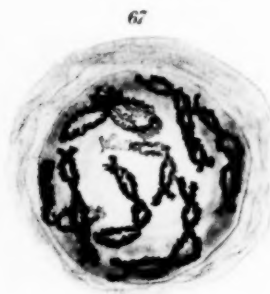
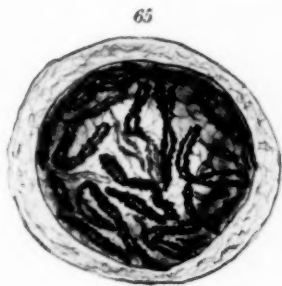
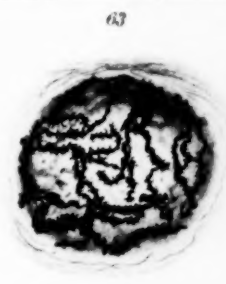
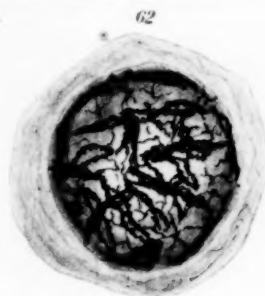
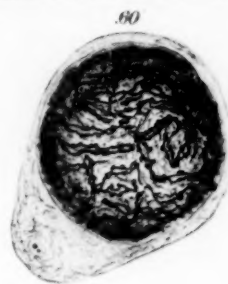


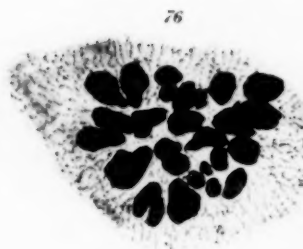
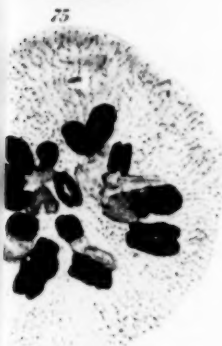
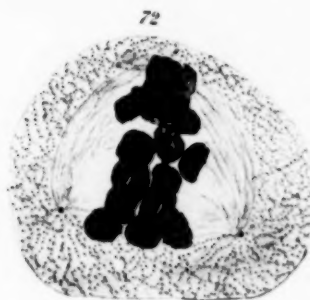
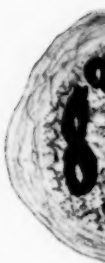
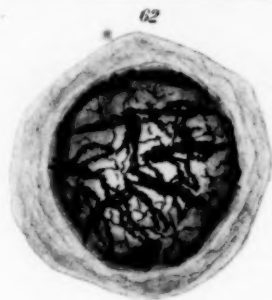
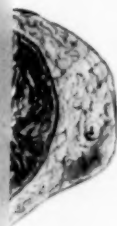
38



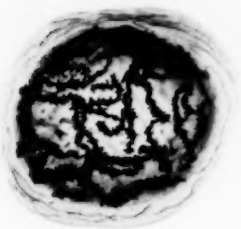








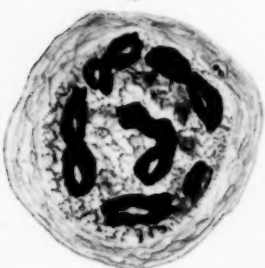
63



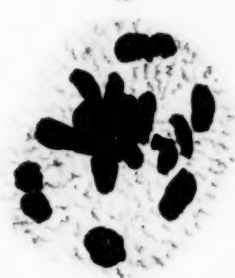
64



68



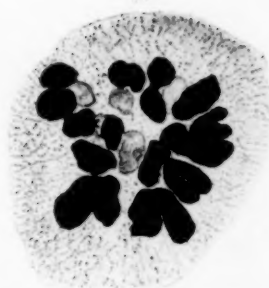
69

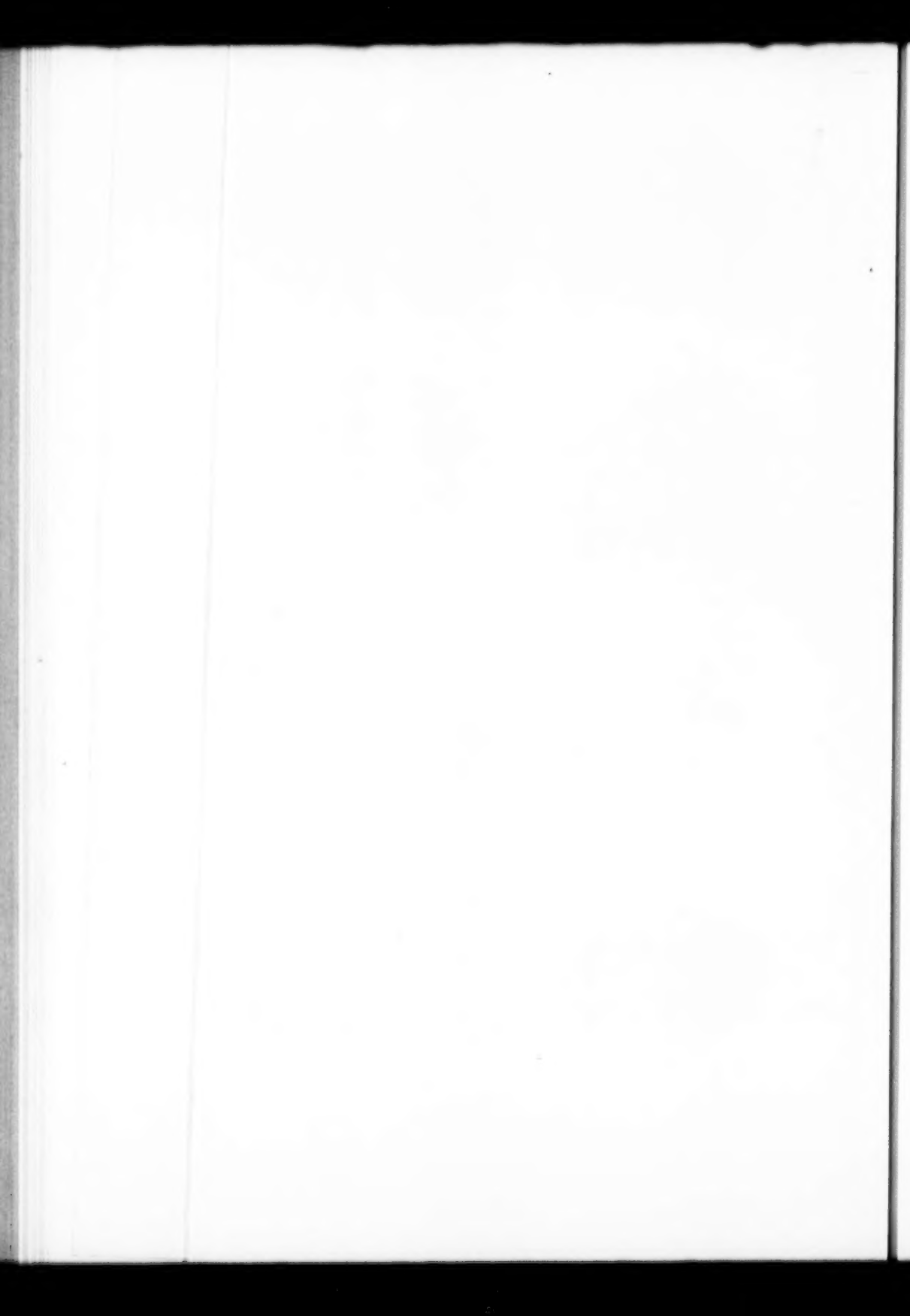


73

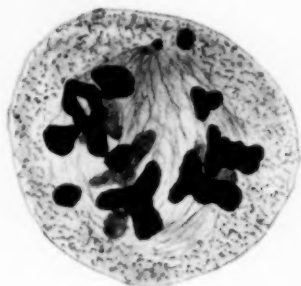


77

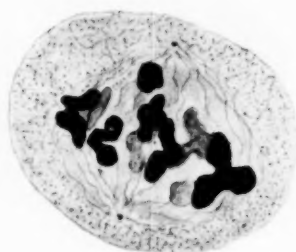




78



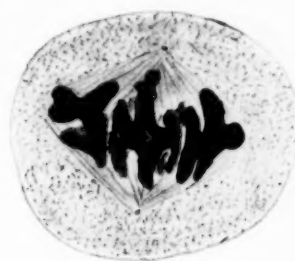
79



80



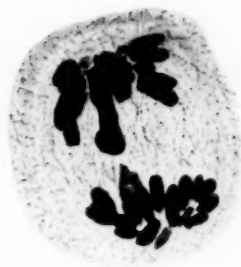
81



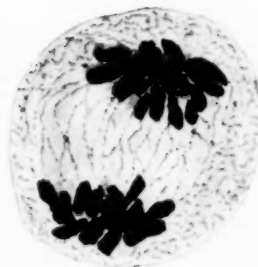
83



84



85



86



88



89



90



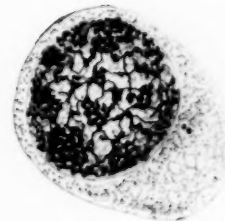
92



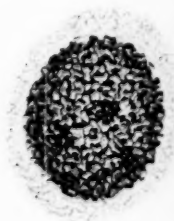
93



94



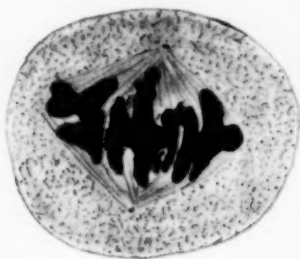
95



80



81



82



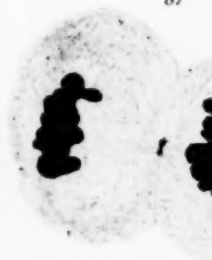
85



86



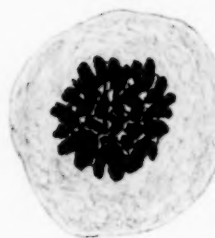
87



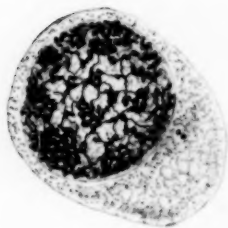
90



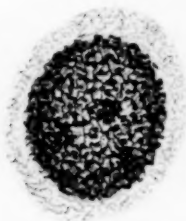
91



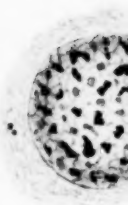
94



95



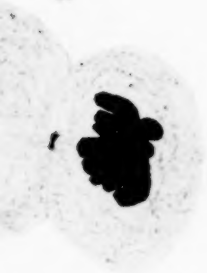
96



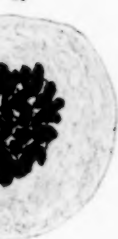
82



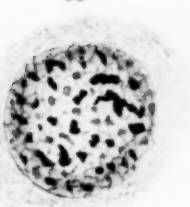
87



91



96



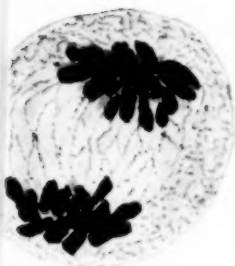
80



81



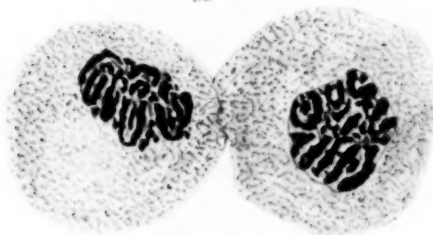
85



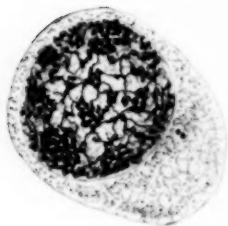
86



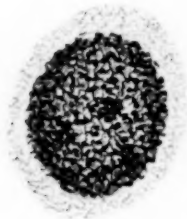
90

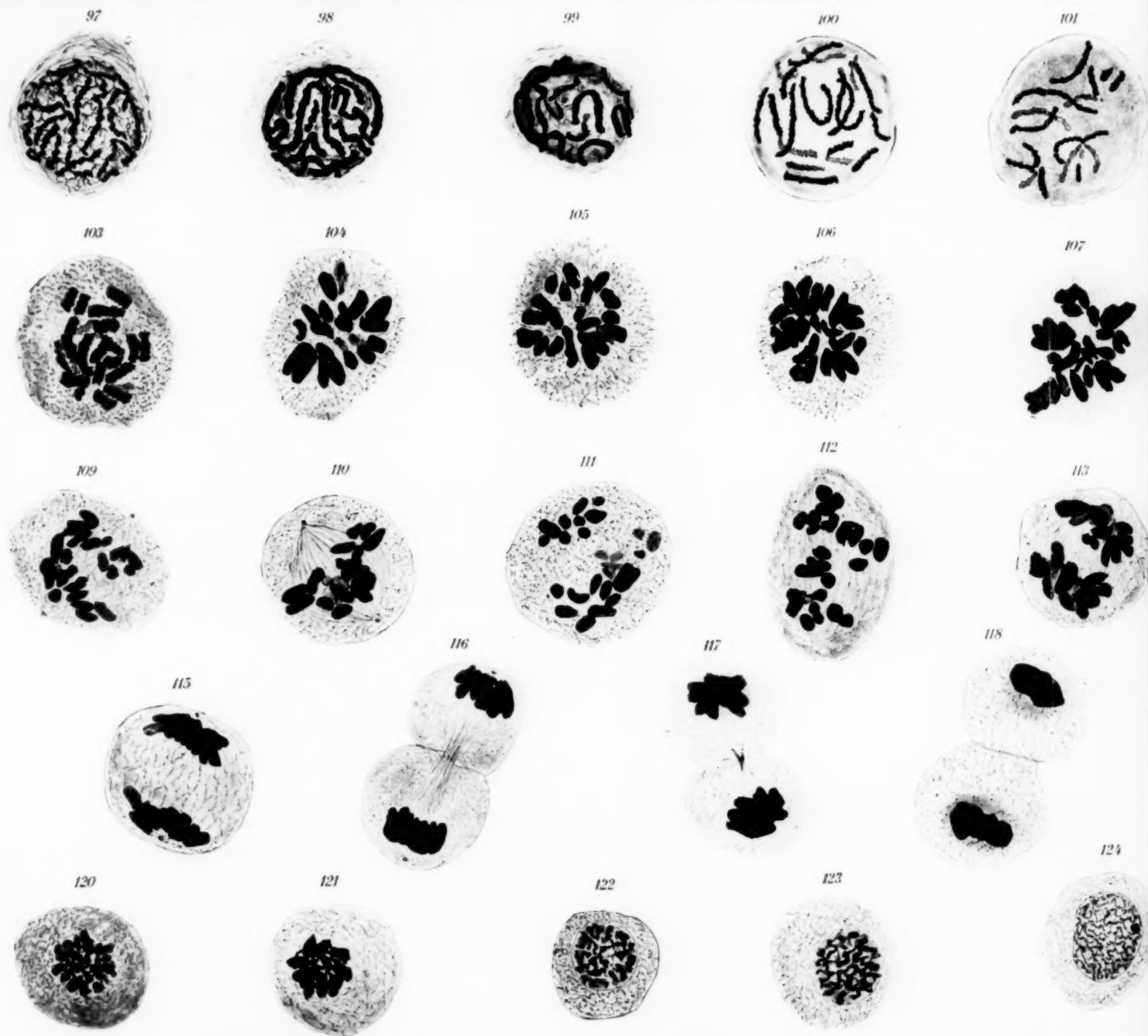


94



95





89 90



100

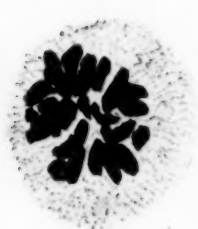


101



105

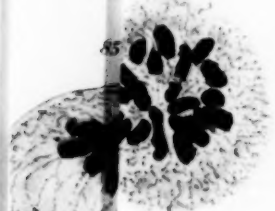
106



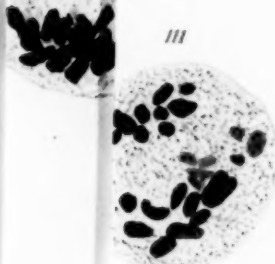
107



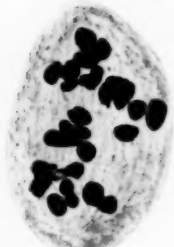
85



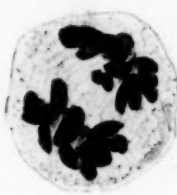
111



112



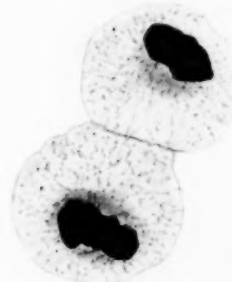
113



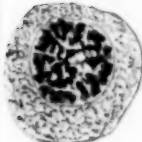
117



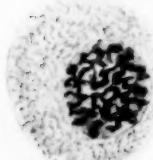
118



122



123



124



